

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À  
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR  
KATERINE GOYER

TACTIQUES DE THERMORÉGULATION COMPORTEMENTALE CHEZ  
L'OMBLE DE FONTAINE LACUSTRE (*SALVELINUS FONTINALIS*)

MAI 2012

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

## **COMITÉ D'ÉVALUATION**

### **Directeur**

Pierre Magnan (Ph. D.)  
Centre de recherche sur les interactions bassins versants – écosystèmes aquatiques  
(RIVE)  
Département de chimie-biologie  
Université du Québec à Trois-Rivières  
C.P. 500, Trois-Rivières (Québec)  
G9A 5H7

### **Membres du comité d'évaluation**

Andrea Bertolo (Ph. D.)  
Centre de recherche sur les interactions bassins versants – écosystèmes aquatiques  
(RIVE)  
Département de chimie-biologie  
Université du Québec à Trois-Rivières

Hélène Glémet (Ph. D.)  
Centre de recherche sur les interactions bassins versants – écosystèmes aquatiques  
(RIVE)  
Département de chimie-biologie  
Université du Québec à Trois-Rivières

## AVANT-PROPOS

Ce document s'inscrit conformément à l'article 138.1 du règlement des études de cycles supérieurs permettant de présenter les résultats obtenus dans le cadre d'une maîtrise de recherche en sciences de l'environnement sous forme d'article scientifique plutôt que sous forme de mémoire traditionnel. Il présente la synthèse de mes travaux portant sur les tactiques de thermorégulation comportementale retrouvées chez une population d'omble de fontaine.

Ce mémoire est composé de trois chapitres. Le premier consiste en un résumé substantiel du projet de recherche précédé d'une rétrospective de la littérature, réalisée dans le cadre du cours Séminaire I (ECL-6005) et mise à jour. Le second présente les résultats d'une expérience pilote sur la réponse des émetteurs internes aux changements de température ambiante. Les résultats de cette expérience sont présentés dans un chapitre à part puisqu'ils ne font pas partie des principaux résultats du projet traités dans l'article. Le dernier chapitre présente les résultats du projet sous la forme d'un article scientifique. Il a pour titre : « Effect of thermal regimes on behavioural thermoregulatory tactics in lacustrine brook charr, *Salvelinus fontinalis* » et est présenté selon les normes de la revue *PLoS ONE*, le périodique dans lequel cet article sera soumis pour publication. Ces normes peuvent être retrouvées sur le site Internet suivant : <http://www.plosone.org/static/guidelines.action>. Je suis première auteure de cet article suivie de M. Marc Pépino, M. Andrea Bertolo et M. Pierre Magnan; la contribution spécifique des auteurs est indiquée à même l'article. Dans l'annexe sont compris les résultats relatifs aux analyses morphométriques.

## REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur de recherche, M. Pierre Magnan, sans qui la réalisation de ce projet n'aurait jamais eu lieu. Je le remercie pour son encadrement, sa patience, son écoute, ses conseils et sa confiance tout comme pour son enthousiasme vis-à-vis de ses étudiants et de la recherche. Je tiens également à dire un très grand merci à Andrea Bertolo et à Marc Pépino pour leur aide et leur implication dans ce projet. Merci pour votre temps, vos idées, conseils et encouragements et pour m'avoir guidée en répondant à mes mille et une questions.

Je veux remercier Chantal Fournier et Véronique Boily pour leur aide précieuse dans tout ce qui a touché à l'organisation du projet, tout particulièrement pour la préparation de la période d'échantillonnage. Merci à Amélie Carignan, Gabriel Pepin et Marie-Soleil Weizineau pour tout le travail qu'ils ont accompli sur le terrain. Merci aussi à Ariane Charaoui, ma « jumelle de maîtrise », avec qui j'ai partagé tous les petits détails de nos projets, du protocole à la rédaction de ce mémoire, et qui a contribué aux résultats de cette étude par la recapture de certains de nos individus lors de son échantillonnage sur le terrain. Merci à Patricia Bolduc et à Anny Tadros pour s'être occupé de mes petites protégées dans le laboratoire humide de l'université durant tout le temps de mes expériences. Merci à Philippe Massicotte pour son aide au moment des analyses statistiques et merci à tous les autres étudiants des sciences de l'environnement qui ont participé de loin ou de près au projet.

Enfin, je veux remercier mes amis et ma famille, en particulier mes parents, pour leur soutien, leurs encouragements et leur confiance. Merci!

## RÉSUMÉ

La sélection d'une température donnée par les poissons en vue d'optimiser certaines fonctions physiologiques est un mécanisme qui, sous l'influence de certains facteurs, peut afficher une variabilité intra-population. La présence de différentes tactiques de thermorégulation est toutefois rarement considérée dans l'étude des populations en nature. Une étude récente (Bertolo et al. 2011) a mis en évidence l'existence de quatre tactiques de thermorégulation comportementale au sein d'une population d'omble de fontaine lacustre. Le polymorphisme trophique et une différence dans le budget énergétique des mâles et des femelles ont été proposés comme mécanismes sous-jacents à la présence de ces tactiques. Les auteurs de l'étude n'ont cependant pas été en mesure de vérifier ces hypothèses. Les objectifs du présent projet étaient de confirmer la stabilité interannuelle des tactiques de thermorégulation et de vérifier si le sexe et la forme des individus sont bien les mécanismes à la base de la diversification des comportements thermiques dans cette population. Pour ce faire, une expérience pilote testant la réponse des émetteurs thermosensibles internes aux changements de température ambiante a préalablement été conduite en laboratoire pour s'assurer que l'utilisation d'émetteurs internes plutôt qu'externes n'aurait pas d'impact important sur les données de température récoltées. À l'été 2010, 30 ombles de fontaine adultes ont été munis d'un émetteur thermosensible interne afin de faire un suivi de leur température et de leurs déplacements journaliers. Les individus ont affiché principalement deux tactiques au lieu des quatre identifiées par Bertolo et al. (2011); ce résultat a été associé au profil thermique du lac, qui a été plus chaud en 2010 qu'en 2003 et 2005. Nos résultats suggèrent également que des deux facteurs proposés par Bertolo et al. (2011), seul le polymorphisme est un mécanisme responsable de la diversification des comportements thermiques. Cette étude confirme la stabilité interannuelle des tactiques de thermorégulation chez l'omble de fontaine, mais montre pour la première fois que l'expression des tactiques dépend du régime thermique du lac.

Mots-clés : thermorégulation comportementale, variabilité intra-population, analyses de séries temporelles, déplacements journaliers, polymorphisme trophique, *Salvelinus fontinalis*.

## TABLE DES MATIÈRES

<b>COMITÉ D'ÉVALUATION.....</b>	<b>ii</b>
<b>AVANT-PROPOS .....</b>	<b>iii</b>
<b>REMERCIEMENTS .....</b>	<b>iv</b>
<b>RÉSUMÉ.....</b>	<b>v</b>
<b>LISTE DES FIGURES .....</b>	<b>ix</b>
<b>LISTE DES ABRÉVIATIONS .....</b>	<b>x</b>
 <b>CHAPITRE I</b>	
<b>RÉSUMÉ SUBSTANTIEL.....</b>	<b>1</b>
 1.1 Rétrospective de la littérature .....	1
1.1.1 Thermorégulation comportementale.....	1
1.1.2 Activité journalière .....	5
1.1.3 Polymorphisme trophique.....	6
1.2 Problématique .....	10
1.3 Hypothèses.....	10
1.4 Matériel et méthodes.....	11
1.4.1 Site à l'étude .....	11
1.4.2 Pose des émetteurs .....	11
1.4.3 Données de température.....	12
1.4.4 Données de déplacements.....	12
1.4.5 Analyses statistiques .....	12
1.4.5.1 Tactiques de thermorégulation .....	12
1.4.5.2 Mouvements journaliers .....	13
1.4.5.3 Températures sélectionnées .....	14
1.4.5.4 Sexe et forme .....	14
1.5 Résultats.....	15
1.5.1 Température du lac .....	15
1.5.2 Tactiques de thermorégulation.....	15
1.5.3 Mouvements journaliers .....	16

1.5.4	Températures sélectionnées .....	17
1.5.5	Sexe et forme .....	17
1.6	Discussion.....	17
1.6.1	Tactiques de thermorégulation.....	17
1.6.2	Mouvements journaliers .....	18
1.6.3	Températures sélectionnées .....	19
1.6.4	Forme .....	20
1.6.5	Limites et recommandations .....	20
1.6.6	Conclusion .....	22

## **CHAPITRE II**

### **RÉPONSE DES ÉMETTEURS INTERNES AUX CHANGEMENTS DE TEMPÉRATURE AMBIANTE : EXPÉRIENCE PILOTE.....**

23

2.1	Introduction.....	23
2.2	Matériel et méthodes.....	24
2.3	Résultats.....	25
2.4	Discussion.....	27

## **CHAPITRE III**

### **EFFECT OF THERMAL REGIMES ON BEHAVIOURAL THERMOREGULATORY TACTICS IN LACUSTRINE BROOK CHARR, *SALVELINUS FONTINALIS*.....**

29

Abstract .....	31
Introduction .....	32
Materials and Methods .....	34
<i>Study lake</i> .....	34
<i>Thermo-sensitive radio transmitter implantation</i> .....	35
<i>Temperature data</i> .....	36
<i>Radio-tracking</i> .....	36
<i>Statistical analyses</i> .....	37
<i>Thermal tactics</i> .....	37
<i>Daily movements</i> .....	39
<i>Selected temperatures</i> .....	41



<i>Sex and ecotype</i> .....	41
<i>Ethics statement</i> .....	41
Results .....	42
<i>Lake temperature</i> .....	42
<i>Thermal tactics</i> .....	42
<i>Daily movements</i> .....	43
<i>Selected temperatures</i> .....	44
<i>Sex and ecotype</i> .....	45
Discussion .....	45
<i>Thermal tactics</i> .....	45
<i>Daily movements</i> .....	46
<i>Selected temperatures</i> .....	48
<i>Ecotype</i> .....	50
<i>Conclusion</i> .....	50
Acknowledgements .....	51
Author contributions .....	51
References .....	51
Figure legends .....	59
Supporting information .....	61
Table .....	62
Figures .....	63
 <b>ANNEXE A</b>	
<b>ANALYSES MORPHOMÉTRIQUES</b> .....	74
 <b>BIBLIOGRAPHIE</b> .....	77

## LISTE DES FIGURES

<b>Figure</b>		<b>Page</b>
2.1	Changements de température captés par les émetteurs internes en réponse à une brusque (a) augmentation ou (b) diminution de température ambiante. Températures observées pour un écart de (●) 4°C, (■) 9°C et (▲) 13°C. Les courbes représentent les températures prédites par les modèles.....	26
2.2	Exemple du changement de température d'un émetteur interne en réponse à une augmentation et une diminution graduelles de température ambiante mimant le comportement d'un poisson en nature. La ligne pleine représente la température transmise par l'émetteur et la ligne pointillée, la température de l'eau.....	27
A.1	Position des 17 coordonnées homologues numérisées sur les ombles de fontaine pour les analyses morphométriques : (1) bout du museau, (2) extrémité postérieure du crâne, (3-4) insertions antérieure et postérieure de la nageoire dorsale, (5) insertion de la nageoire adipeuse, (6) insertion supérieure de la nageoire caudale, (7) extrémité de la ligne latérale, (8) insertion inférieure de la nageoire caudale, (9-10) insertions postérieure et antérieure de la nageoire anale, (11) insertion antérieure de la nageoire pelvienne, (12) insertion de la nageoire pectorale, (13-14) extrémités des mâchoires inférieure et supérieure, (15-16) extrémités de l'œil, (17) extrémité de l'opercule .....	74
A.2	Analyse discriminante multiple de la morphologie des ombles de fontaine du lac Ledoux. Les symboles représentent les individus capturés en août 2010 (A. Charaoui, C. Audet et P. Magnan, travaux en cours) et les lettres, les 16 individus de la présente étude. Symboles (lettres) noirs : individus capturés dans la zone littorale; symboles blancs (lettres grises) : individus capturés dans la zone pélagique; carrés (M) : mâles; cercles (F) : femelles; I : individus non sexés .....	76

## LISTE DES ABRÉVIATIONS

°C	Degré Celsius
ACP	Analyse en composantes principales
AEM	Cartes de vecteurs propres asymétriques (angl. : asymmetric eigenvector maps)
ANOVA	Analyse de variance (angl. : analysis of variance)
CVA	Analyse discriminante multiple (angl. : canonical variance analysis)
DVM	Migration verticale journalière (angl. : diel vertical migration)
g	Grammes
h	Heures
m	Mètres
min	Minutes
$R_{adj}^2$	Coefficient de détermination ajusté
UQTR	Université du Québec à Trois-Rivières

# CHAPITRE I

## RÉSUMÉ SUBSTANTIEL

### 1.1 Rétrospective de la littérature

#### 1.1.1 Thermorégulation comportementale

Chez les ectothermes, où la température corporelle est en grande partie contrôlée par la température extérieure, les organismes doivent développer des mécanismes de thermorégulation afin de survivre et d'optimiser certaines fonctions physiologiques (Angilletta et al. 2002, Bicego et al. 2007). Le mécanisme le plus fréquemment utilisé chez ces organismes est la thermorégulation comportementale. Celle-ci implique l'exploitation par un individu de l'hétérogénéité thermique de son habitat et peut généralement être caractérisée par des préférences et des réponses d'évitement à certaines températures le long d'un gradient thermique (Reynolds 1979). C'est pourquoi la température est l'un des plus importants facteurs environnementaux contrôlant la distribution et le comportement de ces organismes en nature (Magnuson et al. 1979).

Chez les poissons, la thermorégulation comportementale se manifeste souvent par des déplacements journaliers entre une zone d'alimentation et une zone où les températures sont plus favorables à la croissance (Moyle et Cech 2000). Les migrations verticales journalières (angl. *diel vertical migration*, DVM), fréquemment observées chez les organismes aquatiques (e.g., Lampert 1989, Scheuerell et Schindler 2003), en sont un exemple. Elles impliquent de façon générale une sélection des couches profondes de la colonne d'eau durant la journée et une ascension des individus vers les eaux de surface au crépuscule et durant la nuit (Brett 1971, Walker et al. 2000). Ces mouvements cycliques procureraient aux poissons un avantage bioénergétique en maximisant l'efficacité de différents processus physiologiques ayant lieu à différents moments de la journée. Les jeunes de l'année du chabot de lac (*Cottus extensus*), par

exemple, réussissent à augmenter significativement leurs taux de croissance et de digestion en effectuant des DVM entre l'hypolimnion et l'épilimnion (Neverman et Wurtsbaugh 1994). Ces migrations leur permettent de s'alimenter le jour à de plus grandes profondeurs, où se trouve le zooplancton, et de complètement digérer leur nourriture la nuit dans les couches de surface. Des expériences en laboratoire ont montré que leur taux de digestion pouvait passer de 3 %/h à des températures de zones profondes à 22 %/h à des températures d'eau de surface; cela permettrait aux jeunes poissons effectuant des migrations de grandir 300 % plus rapidement que ceux élevés à une température constante de 5°C (Neverman et Wurtsbaugh 1994). À l'inverse, le saumon kokani (*Oncorhynchus nerka*) se dirige vers les températures plus froides de l'hypolimnion après s'être alimenté en surface pour diminuer son taux métabolique et ses dépenses énergétiques lorsque la disponibilité de la nourriture est limitée (Brett 1971).

Plusieurs concepts sont associés à la thermorégulation comportementale, comme ceux du préférendum final et de la niche thermique. Le préférendum final se définit comme étant la température autour de laquelle les individus d'une espèce vont graviter, peu importe leurs expériences thermiques précédentes, ou la température à laquelle la température préférée égale la température d'acclimatation (Fry 1947). Ce trait est caractéristique à chaque espèce et peut être utile pour déterminer les habitats qu'elles utilisent (Reynolds et Casterlin 1979a). L'étendue des températures où les conditions sont optimales pour qu'un organisme puisse réaliser ses fonctions physiologiques, et qui déterminera la sélection de son habitat, est appelée la niche thermique et varie en fonction des espèces et des stades de vie (Magnuson et al. 1979, Coutant 1987). Celle-ci est soit fondamentale (températures où une espèce peut vivre) ou réalisée (températures où une espèce vit vraiment en milieu naturel), selon qu'elle est étudiée en laboratoire ou en milieu naturel. La niche thermique réalisée est souvent plus étroite que la niche fondamentale, car elle est soumise aux contraintes écologiques du milieu comme la présence de compétiteurs ou de prédateurs (Magnuson et al. 1979). Selon Magnuson et al. (1979), la température devrait être considérée comme une ressource au même titre que la nourriture par exemple. Ainsi, une certaine compétition existe au sein des

individus ou des espèces pour s'approprier les habitats présentant les conditions thermiques optimales; les individus moins dominants dans une population ou les espèces ayant une capacité compétitive moindre pourraient se voir exclus des endroits les plus avantageux et devoir se restreindre à une niche thermique sous optimale. Les poissons se divisent en trois catégories selon leurs températures préférentielles : les poissons d'eau chaude (e.g., centrarchidés, ictaluridés), les poissons d'eau fraîche (e.g., percidés, esocidés) et les poissons d'eau froide (e.g., salmonidés) (Magnuson et al. 1979).

La thermorégulation comportementale a fréquemment été observée chez les salmonidés (e.g., Reynolds et Casterlin 1979b, Richter et Kolmes 2005, Breau et al. 2007), des poissons d'eau froide dont le préférendum final est généralement situé entre 9 et 19°C et dont la température optimale de croissance oscille autour de 15°C (Wismer et Christie 1987). Ceux-ci sont souvent confrontés à des températures sous-optimales et même extrêmes (e.g., 30°C) durant l'été, lesquelles peuvent diminuer drastiquement leur performance physiologique et leur survie (Selong et al. 2001, Xu et al. 2010). La thermorégulation, souvent associée à la recherche de refuges thermiques, leur permet donc de conserver une température convenable lorsque celle de leur environnement devient trop chaude. Par exemple, on a observé la présence de thermorégulation comportementale chez des touladis (*Salvelinus namaycush*) suivis avec des émetteurs ultrasoniques thermosensibles dans deux lacs de l'Ontario; ceux-ci se réfugiaient dans les eaux froides de l'hypolimnion ou près d'un site de résurgence lorsque la température moyenne de l'eau dépassait leur étendue de températures préférentielles (6-13°C) (Snucins et Gunn 1995). Ce comportement est aussi présent chez la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) en rivière; lorsque la température de l'eau atteint 20°C, les truites réussissent à garder leur température corporelle en moyenne 2.3°C plus basse que celle de l'eau en recherchant des zones de résurgence et de confluence de tributaires (Baird et Krueger 2003). Plusieurs espèces semblent être caractérisées par un seuil de tolérance thermique bien défini (Richter et Kolmes 2005) au-delà duquel certaines d'entre elles, comme la truite arc-en-ciel et le saumon atlantique (*Salmo salar*), cessent de s'alimenter ou de défendre leur territoire pour se réfugier dans des zones d'eau fraîche (Keefer et al. 2009, Breau et al. 2011).

Chez l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*), la température optimale de croissance est d'environ 14.6°C et les températures préférentielles se situent entre 10 et 18°C (Wismer et Christie 1987). Des études ont observé l'apparition d'un comportement de thermorégulation chez cette espèce lorsque la température de l'eau atteint 20 à 23°C (Gibson 1966, Biro 1998, Baird et Krueger 2003). Par exemple, des jeunes de l'année d'un lac du centre de l'Ontario régulent leur température en sélectionnant des zones de résurgence lorsque celle de l'eau devient trop élevée ( $\geq 23^{\circ}\text{C}$ ) (Biro 1998). Ces zones peuvent d'ailleurs être considérées comme une ressource limitée importante dans leur environnement puisqu'ils semblent défendre ces microhabitats plus frais au détriment de leur alimentation pendant la journée (Biro 1998). La distribution de l'omble de fontaine à l'intérieur des lacs de l'Épervier et Ledoux (réserve Mastigouche, Québec, Canada) pourrait être expliquée par la thermorégulation comportementale (Bourke et al. 1996) ; les résultats montrent que la plupart des individus se concentrent pendant la journée dans une petite zone à l'intérieur de chaque lac, se distinguant par une pente abrupte de la zone littorale. Les auteurs suggèrent qu'en raison de la stratification thermique des lacs, les individus se trouvant à ces endroits ont l'avantage de pouvoir ajuster facilement leur température en minimisant leurs déplacements horizontaux entre leur aire d'alimentation et un refuge thermique, situé plus en profondeur (Bourke et al. 1996, Mucha et Mackereth 2008). En l'absence de refuge thermique, l'exposition des poissons à des températures sous-optimales peut avoir des conséquences considérables au niveau d'une population. Dans un lac non stratifié des Adirondack, Robinson et al. (2010) ont fait ressortir l'importante influence de la variabilité interannuelle des températures de l'eau durant la saison estivale sur les traits d'une population d'omble de fontaine; une exposition chronique des poissons à des températures supérieures à 20°C a mené à des effets négatifs importants sur leurs taux de croissance, de consommation, de reproduction et de mortalité.

Des études expérimentales ont montré que la sélection d'une température donnée par les poissons peut être influencée par des facteurs comme l'acclimatation (Cherry et al. 1975), le sexe des individus (Podrabsky et al. 2008), les interactions intra- et interspécifiques (Magnuson et al. 1979), l'alimentation (van Dijk et al. 2002) et le statut

reproducteur (Roscoe et al. 2010). Par exemple, lors de la migration des saumons kokanis, les femelles dont la maturation des gonades est plus avancée et dont le niveau d'énergie est plus bas que celui des femelles moins matures sélectionnent des températures plus froides que ces dernières, possiblement pour réduire leurs dépenses énergétiques et retarder la maturation finale de leurs gonades (Roscoe et al. 2010). Malgré ces évidences de variabilité intra-population dans le comportement thermique, la présence de différentes tactiques de thermorégulation a rarement été considérée dans l'étude des populations en nature. On définit les tactiques comme étant un comportement individuel adopté dans le cadre d'une stratégie en vue d'atteindre un objectif spécifique et pouvant s'adapter aux conditions environnementales (Wootton 1984).

### 1.1.2 Activité journalière

L'activité journalière est une caractéristique pouvant être spécifique à certaines familles, espèces ou stades de vie des poissons. Les poissons peuvent être diurnes (Reynolds et Casterlin 1976), nocturnes (Reynolds et Casterlin 1978) ou encore crépusculaires, avec une activité bimodale (Reynolds et al. 1978, Reynolds et Casterlin 1979b). Chez les salmonidés, il est plutôt difficile de tracer un seul patron d'activité journalière, puisque certaines études les caractérisent comme étant actifs durant le jour (Linner et al. 1990, Baldwin et al. 2002) et d'autres, durant la nuit (Matthews et al. 1994). Il en est de même pour l'omble de fontaine; dépendamment de l'environnement dans lequel cette espèce est étudiée ou de son stade de vie, l'activité journalière n'est pas toujours décrite de la même façon. Plusieurs études ont montré que les périodes d'alimentation en rivière se situent plus durant la journée que durant la nuit (Allan 1981, Walsh et al. 1988, Forrester et al. 1994). Comme les salmonidés utilisent leur vision pour repérer leurs proies, le fait de s'alimenter le jour peut constituer un avantage, la noirceur pouvant diminuer leur efficacité d'alimentation et la sélectivité des proies (Forrester et al. 1994). Rader et al. (2007) ont cependant démontré que la sensibilité rétinienne pour la vision nocturne de l'omble de fontaine et de la truite brune (*Salmo trutta*) est plus développée que celle d'autres salmonidés et que ceci leur permettrait de rechercher de façon efficace leur nourriture sous des intensités lumineuses nocturnes. Au



lac Ledoux, l'omble de fontaine adulte (2+, 3+) entre en période d'activité durant le crépuscule et la nuit, les individus démontrant plutôt une fidélité à un même site durant la journée (Bourke et al. 1996). Ce patron diffère cependant en fonction du stade de vie des individus; les juvéniles (1+) sont actifs tout au long du cycle journalier et les jeunes de l'année (0+) sont surtout actifs durant le jour (Bourke et al. 1996).

### 1.1.3 Polymorphisme trophique

Le polymorphisme trophique est un phénomène répandu chez les populations de poissons des lacs oligotrophes de l'Hémisphère Nord (Robinson et Wilson 1994, Skúlason et Smith 1995). Il se définit comme étant l'existence de deux ou plusieurs formes d'individus à l'intérieur d'une même espèce se différenciant sur la base de traits comme la morphologie, l'alimentation et l'utilisation de l'habitat (Smith et Skúlason 1996). Il représente un intérêt particulier pour les chercheurs pour comprendre les processus impliqués dans les premières étapes de la spéciation, car il peut jouer un rôle important dans la divergence des populations. Le polymorphisme aurait d'abord évolué en réponse à la compétition pour la nourriture (Svanback et Bolnick 2007) et nécessiterait pour se former deux conditions fondamentales : la présence d'une source de nourriture alternative stable et l'absence de compétition interspécifique (Schluter et McPhail 1993, Skúlason et Smith 1995, Smith et Skúlason 1996, Bourke et al. 1999). Par exemple, le crapet-soleil (*Lepomis gibbosus*) et le crapet arlequin (*Lepomis macrochirus*) sont deux espèces qui occupent chacune leur niche respective lorsqu'elles vivent en sympatrie. Cependant, lorsque le crapet-soleil se retrouve en absence de son compétiteur, il se différencie en deux formes : l'une occupe la zone littorale et se nourrit d'escargots et l'autre occupe la zone pélagique et se nourrit de zooplancton (Robinson et al. 1993). La présence de compétition intraspécifique est aussi un facteur important dans l'apparition et le maintien du polymorphisme trophique (Robinson et Wilson 1994, McLaughlin et al. 1999); la diversification comportementale dans l'utilisation de l'habitat et des ressources diminue cette compétition et permet au système de soutenir un plus grand nombre d'organismes (Swanson et al. 2003, Kobler et al. 2009). En présence de ces conditions, la divergence des populations serait induite par une série de

phénomènes dont les premières étapes seraient l'exploitation d'une nouvelle niche et la ségrégation des individus en réponse à la compétition intraspécifique, suivies d'une spécialisation morphologique liée aux ressources (Skúlason et Smith 1995). Il a été suggéré que l'apparition de différentes stratégies d'alimentation est le tout premier stade de diversification, car le comportement des individus est plus flexible que leur morphologie ou leurs traits d'histoire de vie par exemple (McLaughlin et al. 1999, McLaughlin 2001, Sacotte 2006). Ces processus amèneraient ensuite une certaine isolation reproductive entre les formes, promue par l'utilisation de niches différentes, et une différenciation génétique menant éventuellement à la spéciation (Skúlason et Smith 1995).

De façon générale, les espèces affichant un polymorphisme trophique ont tendance à se partager les ressources de la même façon d'un système à un autre. Dans les lacs, le polymorphisme trophique implique la ségrégation des individus en une forme limnétique (pélagique) zooplanctivore et une forme benthique (littorale) se nourrissant d'invertébrés dans la zone littorale (Schluter et McPhail 1993, Robinson et Wilson 1994). Cette ségrégation peut être expliquée par le fait que la plupart des lacs présentent deux types d'habitats distincts qui diffèrent à la fois dans leur structure physique et dans la composition des proies disponibles (Robinson et Wilson 1994). Une certaine spécialisation des individus serait donc nécessaire au niveau des techniques de recherche et de manipulation des proies pour leur permettre de s'alimenter de façon efficace (Ehlinger 1990, Schluter 1993), ce qui favoriserait l'apparition d'adaptations comportementales, morphologiques et physiologiques spécifiques à ces deux types d'habitats (Robinson et Wilson 1994).

Parmi les adaptations morphologiques, notons entre autres des différences dans la longueur et la forme des mâchoires (Schluter 1993, Snorrason et al. 1994), des nageoires (Ehlinger 1990, Bourke et al. 1997), de la tête et du corps (Schluter 1993) et dans le nombre et la structure des branchiospines (Schluter et McPhail 1993). Les poissons de forme littorale ont généralement un museau plus arrondi, un corps plus haut et des nageoires pectorales et dorsales plus longues que les individus pélagiques, qui ont un

museau plus étroit, un corps plus fusiforme, des nageoires plus courtes et des branchiospines plus longues et nombreuses (Schluter et McPhail 1993, Dynes et al. 1999, Bertrand et al. 2008). Ces différences morphologiques peuvent être induites par la combinaison de plusieurs facteurs, comme le type de nage (soutenue vs manœuvre; Peres-Neto et Magnan 2004, Proulx et Magnan 2004) et la diète (Adams et al. 2003). Certaines études ont trouvé l'existence de relations fonctionnelles entre les traits morphologiques et comportementaux des individus. Prenons pour exemple la relation entre la forme du corps et le type de nage effectué : le corps plus fusiforme des individus pélagiques leur permettrait d'augmenter leur hydrodynamisme dans la colonne d'eau et d'améliorer leur efficacité énergétique (Webb 1984, Walker 1997, Rouleau et al. 2010). La longueur des nageoires serait quant à elle reliée chez les individus littoraux à une meilleure manœuvrabilité dans les habitats de plus grande complexité structurale, pour une capture efficace des proies benthiques (Webb 1984, Robinson et Parsons 2002). D'autres spécialisations, comme la position de la bouche et le nombre et la longueur des branchiospines, sont reliées au type de proies consommées et permettent dans chacun des cas une meilleure capture des proies (Keast et Webb 1966, Schluter et McPhail 1993, Robinson et Parsons 2002). Certaines de ces caractéristiques morphologiques sont héréditaires et principalement contrôlées par des facteurs génétiques (Proulx et Magnan 2004, Sacotte et Magnan 2006). D'autres sont sous contrôle environnemental et peuvent être complètement réversibles lorsque l'individu passe d'un environnement à un autre; ces caractéristiques affichent une grande plasticité phénotypique (Scheiner 1993, Skúlason et Smith 1995, Proulx et Magnan 2004, Sacotte et Magnan 2006).

Le degré de différence retrouvé entre les formes de poissons peut être plus ou moins important selon les espèces étudiées. Il arrive que les différences soient très apparentes et que les formes soient identifiables par un simple examen visuel. C'est le cas de l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*), où quatre formes (benthique de taille normale, benthique naine, planctivore et piscivore) peuvent être retrouvées à l'intérieur d'un même lac (Malmquist et al. 1992, Snorrason et al. 1994). Dans d'autres cas, comme celui du crapet-soleil (Robinson et al. 1993), les différences sont tellement subtiles qu'elles ne peuvent être détectées que par une analyse statistique de la morphologie.

Ceci a mené à la reconnaissance de deux types de polymorphismes trophiques, soit les polymorphismes « contrastants » et les polymorphismes « subtils » (Skúlason et Smith 1995).

Plusieurs études ont documenté la présence d'un polymorphisme trophique subtil associé à l'utilisation des habitats pélagiques et littoraux chez l'omble de fontaine des lacs du bouclier canadien (Québec, Canada). Les formes pélagique et littorale se différencient par des traits comportementaux, morphologiques, physiologiques et d'histoire de vie. Venne et Magnan (1995) ont d'abord trouvé que les jeunes individus (0+) du lac Bondi (réserve Mastigouche, Québec, Canada) se séparaient en deux groupes distincts : l'un se situant entre zéro et deux mètres de profondeur (associé à la zone littorale) et l'autre, entre trois et six mètres (associé à la zone pélagique). Dans une étude utilisant la radiotélémétrie, Bourke et al. (1997) ont observé que 50 % des individus étaient principalement retrouvés à l'intérieur de la zone littorale alors que 18 % étaient principalement retrouvés dans la zone pélagique, le pourcentage restant étant associé à des individus généralistes. Ces résultats ont été appuyés par une étude des contenus stomacaux de 3776 ombles de fontaine provenant de 69 lacs du bouclier canadien (Bourke et al. 1999); dans les populations allopatriques, 41,3 % des individus avaient une alimentation benthique et 18 %, une alimentation planctonique. Au niveau de la morphologie, la forme littorale possède des nageoires pectorales et dorsales plus longues que la forme pélagique et sa robe est argentée comparativement à celle de la forme pélagique qui est plutôt saumonée (Bourke et al. 1997, Dynes et al. 1999, Proulx et Magnan 2002). Les individus pélagiques ont également un corps plus fusiforme, un pédoncule caudal plus court et plus haut, et des mâchoires plus courtes que les individus littoraux (Venne et Magnan 1995, Dynes et al. 1999, Bertrand et al. 2008). Les résultats d'une étude menée par Proulx et Magnan (2002) suggèrent qu'une telle diversification des traits morphologiques serait adaptative chez cette espèce. L'analyse de la composition spécifique des tissus (protéines des muscles et lipides) a mis en évidence une performance physiologique inférieure des individus littoraux par rapport à celle des individus pélagiques lorsque ceux-ci sont confinés à se nourrir dans la zone pélagique, dans des enclos. Enfin, on retrouve un isolement reproducteur au sein de certaines

populations en raison d'une ségrégation temporelle des deux formes d'omble de fontaine durant la période de reproduction; les individus littoraux arrivent sur les frayères durant les deux premières semaines de la période de reproduction tandis que les individus pélagiques y arrivent au cours des deux dernières semaines (P. Magnan, travaux en cours).

## **1.2 Problématique**

Une étude récente a révélé l'existence de quatre tactiques de thermorégulation comportementale au sein d'une population d'omble de fontaine lacustre : deux tactiques « chaudes », caractérisées par des périodicités crépusculaire et fines, avec ou sans périodicité journalière, et deux tactiques « froides », avec ou sans périodicité journalière (Bertolo et al. 2011). Les individus des tactiques chaudes avaient une température corporelle moyenne d'environ 2°C supérieure à celle des individus des tactiques froides. Sur la base des températures observées, Bertolo et al. (2011) ont suggéré que les individus des tactiques chaudes effectuent des mouvements entre les zones littorale et pélagique du lac alors que ceux des tactiques froides restent à l'intérieur de la zone pélagique. La présence d'un polymorphisme trophique chez les individus de cette population a donc été proposée comme étant le mécanisme sous-jacent à la présence de tactiques chaudes et froides dans ce système. Les auteurs ont également suggéré que la présence d'une périodicité journalière chez seulement la moitié de la population pourrait être expliquée par une différence dans le budget énergétique des mâles et des femelles. Cependant, puisque le sexe et la forme des individus n'ont pu être évalués, il n'a pas été possible de relier directement ces facteurs aux tactiques.

## **1.3 Hypothèses**

Le premier objectif de cette étude était de confirmer que les tactiques de thermorégulation comportementale observées par Bertolo et al. (2011) en 2003 et 2005 sont stables dans le temps ( $H_1$ ). Les tactiques observées en 2010 ont été légèrement mais significativement différentes de celles observées par Bertolo et al. (2011) (voir



section 1.5.2 Tactiques de thermorégulation). Nous avons donc émis deux hypothèses a posteriori sur l'influence de la température de l'eau sur le comportement des poissons : (H<sub>2</sub>) les mouvements journaliers de l'omble de fontaine sont restreints lors d'un réchauffement de l'eau et (H<sub>3</sub>) les températures sélectionnées varient en fonction de la température de l'eau. L'omble de fontaine est l'un des salmonidés les plus sensibles au réchauffement de son environnement et tend à éviter les températures supérieures à 20°C (Scott et Crossman 1973, Power 1980). Un profil thermique du lac plus chaud devrait donc limiter les mouvements des poissons vers ces zones et pourrait également mener les poissons à sélectionner des sites d'eau fraîche pour éviter les températures sous-optimales. Le deuxième objectif de l'étude était de vérifier si le sexe (H<sub>4</sub>) et la forme (H<sub>5</sub>) des individus sont bien les mécanismes sous-jacents à la diversification des comportements thermiques dans cette population (Bertolo et al. 2011).

## **1.4 Matériel et méthodes**

### **1.4.1 Site à l'étude**

L'étude a été réalisée du 5 juillet au 29 août 2010 au lac Ledoux, situé dans la réserve Mastigouche (Québec, Canada). Ce lac étant stratifié en été, il possède un habitat thermique hétérogène propice au développement de comportements de thermorégulation chez l'omble de fontaine, la seule espèce de poisson présente dans ce lac.

### **1.4.2 Pose des émetteurs**

Les poissons ont été capturés en juin 2010 à l'aide d'une trappe Alaska posée dans les zones littorale (< 2m de profondeur) et plus profonde (> 4m de profondeur) du lac. Trente individus adultes ont été munis d'un émetteur thermosensible (modèle ATS-F1540, Advanced Telemetry System [ATS], Minnesota, É.-U.), implanté dans leur cavité péritonéale selon une méthode chirurgicale adaptée de Bélanger et Rodriguez (2001).

### 1.4.3 Données de température

Le profil thermique du lac a été mesuré toutes les heures du 5 juillet au 29 août 2010 à l'aide de thermographes (iBcod, Alpha Mach Inc., Mont St-Hilaire, Canada) fixés à tous les 0.5 m de profondeur, de la surface jusqu'à une profondeur de 10 m.

Deux récepteurs d'ondes radio (modèles R2100 et R4500, ATS) ont été installés sur deux radeaux sur le lac. Chaque récepteur était connecté à deux antennes et à un enregistreur de données (modèles D5041 et R4500, ATS) qui prenait la température de chaque poisson toutes les 30 minutes. En raison d'un grand nombre de données manquantes pour certains poissons, seulement 16 individus ont été retenus pour les analyses.

### 1.4.4 Données de déplacements

Les poissons ont été localisés quatre fois par jour (aube, jour, crépuscule et nuit) et quatre jours par semaine du 5 juillet au 13 août 2010. Pour chaque localisation, les coordonnées géographiques (UTM, North American Datum 1983) ont été notées à l'aide d'un système de positionnement global (GPSMAP 76, Garmin, Olathe, É.-U.).

### 1.4.5 Analyses statistiques

#### 1.4.5.1 Tactiques de thermorégulation

Les séries temporelles de température ont été modélisées du 5 au 23 juillet 2010 à l'aide de cartes de vecteurs propres asymétriques (angl. *asymmetric eigenvector maps*, AEM; Blanchet et al. 2008). Les AEM ont été utilisées pour déterminer quelles échelles temporelles sont importantes dans les patrons de températures sélectionnées par les ombles de fontaine. Cette méthode génère d'abord une série de sinusoïdes (ci-après appelées AEM) dont la période, calculée en heures, décroît progressivement. Les AEM sont ensuite utilisées comme variables indépendantes dans des régressions multiples

pour modéliser la température de chaque individu séparément (Borcard et Legendre 2002, Blanchet et al. 2008). Les données de température de tous les individus ont été modélisées avec le même ensemble d'AEM afin de faciliter la comparaison des échelles temporelles importantes entre les individus.

L'importance relative de chaque AEM pour chaque individu a été évaluée par sa contribution au  $R^2$  ajusté du modèle de régression (ci-après appelée  $R_{adj}^2$  partiel), qui consiste en l'augmentation de la valeur du  $R^2$  ajusté suite à l'ajout séquentiel des variables au modèle lors d'une sélection ascendante (Bertolo et al. 2011). Elle a été représentée au niveau de la population dans un scalogramme. Selon la forme du scalogramme et suivant les résultats obtenus par Bertolo et al. (2011), les AEM ont été groupées en quatre grandes échelles temporelles : « large », « journalière », « crépusculaire » et « fine ». Une analyse en composantes principales (ACP) a été effectuée sur les valeurs de  $R_{adj}^2$  partiel de chaque individu, cumulées pour les quatre échelles temporelles et transformées selon la méthode de Hellinger (Legendre et Gallagher 2001). L'ACP avait pour but de mettre en évidence la présence de différentes tactiques dans la population et d'identifier l'importance relative de chaque échelle temporelle pour chaque individu.

#### **1.4.5.2 Mouvements journaliers**

Les mouvements journaliers ont été caractérisés selon la fréquence des excursions effectuées par les poissons dans l'épilimnion et leurs déplacements horizontaux. La fréquence des excursions a été définie comme étant le nombre de fois dans une journée où un poisson était retrouvé dans l'épilimnion par rapport au nombre total de localisations enregistrées durant cette journée pour ce poisson (exprimée en pourcentage de localisations). Elle a été calculée à partir des données récoltées entre le 14 juillet et le 29 août des trois années d'échantillonnage (2003 et 2005 de Bertolo et al. 2011; 2010 de la présente étude). La fréquence des excursions a été modélisée à l'aide d'un arbre de régression (Breiman et al. 1984) selon les températures moyennes quotidiennes de l'épilimnion et du métalimnion, le jour de l'année et l'année. La taille optimale de



l'arbre a été déterminée par une validation croisée (De'ath et Fabricius 2000) et selon la règle 1-SE (Breiman et al. 1984). Un test de permutations a été mené sur l'arbre retenu pour déterminer si celui-ci expliquait significativement plus de variabilité qu'un arbre de régression aléatoire d'une égale complexité (Rejwan et al. 1999).

L'influence de la température de l'eau sur les mouvements horizontaux des poissons (du 5 juillet au 13 août 2010) a été évaluée en comparant la distance horizontale moyenne parcourue par les individus sous et au-dessus d'un seuil de température de l'épilimnion (identifié par l'arbre de régression; voir section 1.5.3 Mouvements journaliers). La distance parcourue a été définie comme étant la distance linéaire séparant les coordonnées géographiques de deux localisations consécutives. Les distances ont été comparées pour chaque tactique (identifiées dans les analyses de séries temporelles; voir section 1.5.2 Tactiques de thermorégulation) en fonction de la période de la journée et la température de l'épilimnion par des ANOVA factorielles à deux critères de classification.

#### **1.4.5.3 Températures sélectionnées**

Les températures moyennes sélectionnées par les poissons (du 5 juillet au 13 août 2010) ont été comparées pour chaque tactique en fonction de la période de la journée et la température de l'épilimnion à l'aide d'ANOVA factorielles à deux critères de classification.

#### **1.4.5.4 Sexe et forme**

Des 16 individus retenus pour les analyses, huit ont été recapturés et sexés à l'automne 2010 dans le cadre d'une autre étude (A. Charaoui, C. Audet et P. Magnan, travaux en cours). Nous avons déterminé si le sexe de ces individus était relié aux tactiques de thermorégulation.

Il a été montré que la zone de capture des individus est un bon indicateur de leur forme (Dynes et al. 1999). Les poissons capturés dans la zone littorale ont donc été considérés comme littoraux et ceux capturés dans la zone plus profonde du lac ont été considérés comme pélagiques. Nous avons déterminé si la zone de capture des individus était reliée aux tactiques de thermorégulation.

## **1.5 Résultats**

### **1.5.1 Température du lac**

Le lac Ledoux a été stratifié durant toute la période d'échantillonnage. Les températures du lac mesurées durant la période considérée pour les analyses de tactiques de thermorégulation (5 au 23 juillet) étaient significativement plus élevées en 2010 qu'en 2003 et 2005 (Tableau 1, p.62). Durant la période considérée pour les analyses de mouvements journaliers (fréquence des excursions dans l'épilimnion; 14 juillet au 29 août), seul le métalimnion était significativement plus chaud en 2010 (Tableau 1, p.62).

### **1.5.2 Tactiques de thermorégulation**

Les périodicités ressorties comme importantes au niveau de la population par le scalogramme sont d'une similarité frappante à celles relevées par Bertolo et al. (2011) (Fig. S3, p.73). Les plus grandes valeurs de  $R_{adj}^2$  partiel moyen se situent aux AEM 1 et 36, qui correspondent à des cycles de température dont la période s'étend sur plusieurs semaines et sur 24h environ, respectivement. D'autres pics de moindre importance sont également présents aux périodes de 12, 8 et 6 h (AEM 72, 108 et 144). Ces pics ont été utilisés pour diviser l'ensemble des AEM dans les quatre échelles temporelles définies dans la méthodologie (large, journalière, crépusculaire et fine).

L'ACP révèle la présence d'au moins deux grands patrons thermiques au sein de la population en 2010 (Fig. 1, p.63) : les individus ayant des scores négatifs sur le premier

axe ont des patrons thermiques caractérisés par des cycles journaliers très clairs tandis que ceux ayant des scores positifs sont reliés à des patrons thermiques caractérisés par de grandes échelles temporelles. Cette division des individus sur le premier axe de l'ACP suggère la présence de deux tactiques, ci-après appelées tactiques « journalière » et « large » (Fig. 1, p.63). Le deuxième axe devrait correspondre aux tactiques chaudes identifiées par Bertolo et al. (2011), caractérisées par des périodicités crépusculaire et fines (Fig. 1, p.63; mais voir section 1.6.1 Tactiques de thermorégulation).

### 1.5.3 Mouvements journaliers

L'arbre de régression ( $r^2 = 0.15$ ,  $P < 0.05$ ; Fig. 2, p.64) indique que la fréquence des excursions dans l'épilimnion est d'abord corrélée à la température moyenne de l'épilimnion : les poissons ne faisaient presque aucune excursion dans cette couche lorsqu'elle excédait 22.4°C. La température moyenne du métalimnion affectait aussi le comportement des poissons : une température de l'eau plus élevée ( $> 12.0^\circ\text{C}$ ) était accompagnée cette fois d'une augmentation de la fréquence des excursions.

L'amplitude des mouvements horizontaux diminuait significativement lorsque la température moyenne de l'épilimnion dépassait le seuil de 22.4°C déterminé par l'arbre de régression (Fig. 3, p.65; tactique journalière :  $F_{1,61} = 6.66$ ,  $P < 0.05$ ; tactique large :  $F_{1,42} = 7.29$ ,  $P < 0.01$ ). Les distances parcourues par les individus des deux tactiques n'étaient pas significativement différentes ( $F_{1,56} = 1.29$ ,  $P > 0.05$ ). Cependant, les distances moyennes parcourues par les individus de la tactique journalière aux différentes périodes de la journée étaient relativement similaires ( $F_{3,61} = 0.51$ ,  $P > 0.05$ ) alors que celles parcourues par les individus de la tactique large étaient plus grandes durant la nuit que durant le jour (Fig. 3, p.65;  $F_{3,42} = 10.34$ ,  $P < 0.001$ ). L'amplitude de leurs mouvements horizontaux affichait également une moins grande variabilité que celle des individus de la tactique journalière.

#### 1.5.4 Températures sélectionnées

La température corporelle moyenne des individus des deux tactiques diminuait significativement avec une augmentation de la température de l'épilimnion (Fig. 4, p.66; tactique journalière :  $F_{1,64} = 15.49$ ,  $P < 0.001$ ; tactique large :  $F_{1,48} = 40.44$ ,  $P < 0.001$ ). Celle-ci passait d'une moyenne ( $\pm$  écart type) de  $14.0 \pm 3.1^{\circ}\text{C}$  à une moyenne de  $10.8 \pm 2.3^{\circ}\text{C}$  lorsque la température moyenne de l'épilimnion excédait  $22.4^{\circ}\text{C}$ . Les températures sélectionnées par les individus des deux tactiques ainsi que leurs patrons journaliers de température sélectionnée n'étaient pas significativement différents (Fig. 4, p.66; tactique journalière :  $F_{3,64} = 0.23$ ,  $P > 0.05$ ; tactique large :  $F_{3,48} = 0.42$ ,  $P > 0.05$ ). Les températures sélectionnées par les individus de la tactique large affichaient cependant une moins grande variabilité que celles des individus de la tactique journalière.

#### 1.5.5 Sexe et forme

La distribution des huit individus sexés le long des premier et deuxième axes de l'ACP ne révèle pas de tendance qui relierait le sexe des individus aux tactiques de thermorégulation (Fig. 1, p.63). En ce qui concerne la forme, les individus capturés dans la zone pélagique sont restreints aux quadrants supérieurs du graphique alors que ceux capturés dans la zone littorale sont distribués dans les quatre quadrants (Fig. 1, p.63).

### 1.6 Discussion

#### 1.6.1 Tactiques de thermorégulation

Nos résultats confirment la stabilité dans le temps des différentes tactiques de thermorégulation comportementale chez la population d'omble de fontaine du lac Ledoux. Les individus suivis en 2010 ont affiché deux grandes tactiques au lieu des quatre identifiées par Bertolo et al. (2011) : leurs patrons thermiques étaient caractérisés par une périodicité journalière ou plus large (ces derniers ont été définis par Bertolo et

al. [2011] comme les tactiques sans périodicité journalière). Les échelles temporelles crépusculaire et fine étaient également présentes dans les patrons thermiques. Elles n'ont cependant pas été considérées comme des tactiques définies puisqu'elles expliquaient moins de variabilité que les échelles temporelles journalière et large. De plus, contrairement aux résultats obtenus en 2003 et 2005 (Bertolo et al. 2011), où l'on retrouvait des tactiques chaudes et froides, il n'y avait pas de différence entre les températures corporelles moyennes des individus. Ce résultat a été associé aux conditions thermiques du lac, les températures moyennes de l'épilimnion et du métalimnion ayant été significativement plus élevées en 2010 qu'en 2003 et 2005. L'omble de fontaine étant une espèce sténotherme d'eau froide (Power 1980), une telle augmentation de température pourrait expliquer ce changement de comportement.

### **1.6.2 Mouvements journaliers**

L'analyse des mouvements journaliers supporte notre hypothèse selon laquelle les déplacements des poissons sont restreints lors d'un réchauffement de l'eau. Nos résultats révèlent que la fréquence des excursions dans l'épilimnion ainsi que les distances horizontales parcourues par les individus diminuent lorsque la température moyenne de l'épilimnion excède 22.4°C. Il a été montré que l'omble de fontaine migre vers des sites d'eau fraîche lorsque la température de son habitat atteint 20 à 23°C (Biro 1998, Hayes et al. 1998, Baird and Krueger 2003). Ces valeurs correspondent bien à celle révélée par l'arbre de régression (22.4°C) et peuvent être considérées comme un seuil de tolérance thermique au-delà duquel les températures sont évitées par cette espèce. Une part importante de l'alimentation de l'omble de fontaine se fait dans l'épilimnion, soit dans la zone littorale pour la consommation d'organismes benthiques ou dans la zone pélagique pour la consommation de zooplancton (Bourke et al. 1999). Lorsque leur principale zone d'alimentation n'est plus accessible en raison d'une augmentation des températures de l'eau, une diminution de leur activité d'alimentation devrait donc entraîner à la fois une réduction de leurs mouvements verticaux et horizontaux (Bourke et al. 1996, Bourke et al. 1997, van Dijk et al. 2002).

La fréquence des excursions effectuées par les poissons dans l'épilimnion était aussi affectée par la température moyenne du métalimnion. Les individus augmentaient la fréquence de leurs excursions lorsque celle-ci était égale ou supérieure à 12.0°C. La température optimale de croissance de l'omble de fontaine est d'environ 14.6°C (Wismer et Christie 1987). Une augmentation de la température du métalimnion au-delà de 12.0°C pourrait donc mener à l'accélération de certains processus physiologiques dont les taux de digestion et de croissance (Brett 1971). Un nombre accru d'excursions dans l'épilimnion leur permettrait ainsi d'augmenter leur taux de consommation et de maximiser leur croissance.

### 1.6.3 Températures sélectionnées

Les températures sélectionnées par l'omble de fontaine ont également été affectées par les conditions thermiques du lac. Lorsque la température moyenne de l'épilimnion demeurait sous 22.4°C, la température corporelle moyenne de l'ensemble des individus approchait la température optimale de croissance de cette espèce (Wismer et Christie 1987), mais une fois ce seuil atteint, les individus diminuaient leur température d'approximativement 3°C. Javaid et Anderson (1967) ont montré que les températures sélectionnées par l'omble de fontaine diminuaient d'environ 3°C en période de jeûne. Le même phénomène pourrait s'être produit au lac Ledoux durant notre étude. Lorsque la température moyenne de l'épilimnion dépassait 22.4°C, les poissons auraient pu ne pas avoir accès à leur première source de nourriture et auraient sélectionné en conséquence des températures plus froides pour réduire leurs dépenses énergétiques.

Les individus ayant une tactique journalière affichaient une plus grande variabilité dans leurs températures sélectionnées que ceux de la tactique large. Un examen attentif de leurs séries temporelles de température (Fig. S1, p.68) a révélé la présence de deux patrons journaliers différents chez ces individus : la moitié d'entre eux sélectionnait des eaux plus chaudes durant la journée que durant la nuit, alors que l'autre moitié affichait le patron inverse (Fig. 5, p.67). Ces patrons ne sont pas significativement différents. Néanmoins, les individus sélectionnant des températures plus chaudes durant la journée

affichent une tendance à faire une DVM inverse. Ce comportement avait également été observé par Bertolo et al. (2011) et malgré qu'il ait été expliqué par une optimisation du budget énergétique des individus (Bertolo et al. 2011), il est difficile d'expliquer pourquoi il n'est pas adopté par l'ensemble des individus de la population. Des études récentes ont montré que différents traits individuels tels le sexe (Hight et Lowe 2007), la taille (Hansson et Hylander 2009, Mehner et Kasprzak 2011) ou la condition des individus (Hays et al. 2001) pouvaient favoriser l'apparition de différentes stratégies de DVM au sein d'une population. Dans notre étude, une telle différence au niveau du sexe (Fig. 1, p.63), de la taille ou de la condition n'a pas été retrouvée entre les individus des deux tactiques, ni entre ceux affichant les deux types de patrons journaliers. Cependant, il est possible que ces différents comportements soient reliés à d'autres traits, comme le statut social (Alanärä et al. 2001), ou à des ratios coûts-bénéfices variables résultant d'interactions complexes entre les gains d'alimentation et l'efficacité bioénergétique (Mehner et Kasprzak 2011).

#### **1.6.4 Forme**

Le polymorphisme trophique a été suggéré par Bertolo et al. (2011) comme étant le mécanisme sous-jacent à la présence de tactiques chaudes et froides dans ce système : les tactiques chaudes, aussi caractérisées par des périodicités crépusculaire et fines, ont été associées aux individus littoraux et les tactiques froides, aux individus pélagiques. L'information que nous apporte la zone de capture sur la forme des individus supporte cette interprétation : seuls les individus capturés dans la zone littorale affichent des périodicités crépusculaires et fines. Nos résultats, combinés à ceux de Bertolo et al. (2011), suggèrent donc que le polymorphisme est un des mécanismes responsables la diversification des comportements thermiques.

#### **1.6.5 Limites et recommandations**

L'identification de deux tactiques de thermorégulation en 2010 plutôt que de quatre tactiques distinctes (Bertolo et al. 2011) a principalement été associée aux

conditions thermiques du lac, nos résultats ayant montré que le comportement des poissons est fortement affecté par l'augmentation des températures de l'eau. Cependant, d'autres facteurs peuvent être partiellement responsables de l'obtention de ce résultat, dont la taille réduite de l'effectif par rapport à celle de l'étude précédente, qui diminue la puissance des analyses statistiques. Il est possible que l'utilisation d'émetteurs internes au lieu d'émetteurs externes ait aussi contribué à ce résultat, car elle peut amener de légères différences entre les températures détectées par l'émetteur et celles véritablement sélectionnées par les poissons. L'importance des excursions en 2010 aurait donc pu être sous-estimée en raison du délai requis pour que les émetteurs internes captent le changement de température de l'eau (voir section 2.3 Résultats).

La détermination de la forme et du sexe des individus à l'aide d'analyses morphométriques est un autre aspect de ce projet qui a moins bien fonctionné. Le nombre d'individus sélectionnés en juin 2010 pour le suivi télémétrique était trop faible pour nous permettre d'effectuer adéquatement les analyses statistiques requises. Bien que l'ajout d'individus capturés au lac Ledoux en août 2010 dans le cadre d'une autre étude (A. Charaoui, C. Audet et P. Magnan, travaux en cours) a permis d'augmenter cet effectif, les analyses effectuées sur l'ensemble des individus n'ont pas donné les résultats escomptés (voir l'annexe A); il n'a donc pas été possible de les utiliser pour valider la forme et prédire le sexe de nos poissons selon leur morphologie. C'est pourquoi nous avons opté pour l'utilisation de la zone de capture comme seul indicateur de leur forme et que seuls les individus sexés à l'automne 2010 (A. Charaoui, C. Audet et P. Magnan, travaux en cours) ont été considérés dans l'analyse du sexe.

Pour les prochaines études utilisant la télémétrie comme méthode de suivi du comportement des poissons, nous recommandons de recapturer le plus grand nombre d'individus possible à la fin de l'étude. L'acquisition d'informations supplémentaires sur les spécimens (e.g., sexe, diète) peut s'avérer utile à la réalisation d'analyses complémentaires. Dans le cas de notre étude par exemple, la recapture de certains individus à l'automne par Charaoui et al. (travaux en cours) nous a permis de voir si le sexe des poissons était relié aux tactiques. Nous recommandons également de poursuivre



l'utilisation d'émetteurs internes plutôt que d'émetteurs externes fixés sous la nageoire dorsale des poissons (Bourke et al. 1996, Bertolo et al. 2011); le taux de survie des ombles de fontaine à l'été 2010 était de plus de 90 % par rapport à un taux d'environ 65 % (Adams 2005) pour les années précédentes. Les poissons semblent donc mieux répondre aux émetteurs internes, probablement parce que ces derniers sont accompagnés d'un moins grand risque de blessures et d'enchevêtrement que les émetteurs externes (Bridger et Booth 2003).

#### **1.6.6 Conclusion**

Notre étude confirme la stabilité interannuelle des tactiques de thermorégulation comportementale chez l'omble de fontaine et donc le maintien de la ségrégation spatio-temporelle des individus au fil des ans. Cependant, nos résultats montrent que l'expression de ces tactiques peut être affectée par le régime thermique du lac : une augmentation de la température moyenne de l'épilimnion au-dessus d'un seuil spécifique amène les poissons à diminuer significativement leurs mouvements journaliers et leur température. Des modèles mathématiques prédisent que la température en surface des lacs du bouclier canadien augmentera avec le réchauffement climatique (Magnuson et al. 1997, Music et Sykes 2011). Nos résultats permettent de mieux comprendre l'effet de la température de l'eau sur le comportement thermique de l'omble de fontaine et donc l'impact que pourra avoir le réchauffement climatique sur les espèces d'eau froide. Les mécanismes menant les individus à adopter l'une ou l'autre des tactiques identifiées dans cette étude ou un certain patron journalier de températures sélectionnées n'ont quant à eux pas encore été définis et comptent parmi les prochaines questions à résoudre dans l'étude du comportement thermique de l'omble de fontaine. Une étude plus approfondie de leurs patrons de déplacements à l'aide des données de localisations récoltées à l'été 2010 serait également intéressante pour améliorer nos connaissances sur leur utilisation de l'espace selon la tactique qu'ils affichent et les conditions thermiques du lac.

## **CHAPITRE II**

### **RÉPONSE DES ÉMETTEURS INTERNES AUX CHANGEMENTS DE TEMPÉRATURE AMBIANTE : EXPÉRIENCE PILOTE**

#### **2.1 Introduction**

Les chercheurs utilisant la télémétrie pour étudier le comportement des poissons dans leur environnement naturel ont recours à plusieurs méthodes d'attachement des émetteurs. Le choix de la méthode à utiliser peut varier selon plusieurs facteurs dont l'espèce étudiée, la durée de l'étude et ses objectifs (Bridger et Booth 2003). Lors des anciennes campagnes d'échantillonnage réalisées au lac Ledoux (Bourke et al. 1996, Bertolo et al. 2011), des émetteurs externes, attachés sur la paroi dorsale des ombles de fontaine, avaient été choisis pour suivre leur comportement thermique. Ce type d'émetteur comporte toutefois des risques de blessure, d'infection, d'enchevêtrement et de perte de l'émetteur plus élevés que les émetteurs internes (Bridger et Booth 2003), ce qui a probablement entraîné la mort de plusieurs individus durant les périodes d'échantillonnage (P. Magnan, comm. pers.).

Dans le but d'assurer une meilleure survie des ombles de fontaine à l'été 2010 par rapport à celle des années précédentes (Adams 2005), l'utilisation d'émetteurs internes, insérés dans la cavité péritonéale des poissons, a été préférée à celle d'émetteurs externes. Cependant, en raison de la nature isolante de la paroi abdominale de l'animal (Kubb et al. 1980, Hazel 1993), il faut compter un certain délai avant que le changement de température de l'eau ne soit capté par ce type d'émetteur. Afin de déterminer l'impact de ce type d'émetteur sur les données de température récoltées durant l'été 2010, nous avons conduit une expérience pilote au laboratoire humide de l'UQTR au cours de laquelle nous avons suivi la réponse des émetteurs internes à divers changements de température de l'eau.

## 2.2 Matériel et méthodes

Des émetteurs thermosensibles (modèle ATS-F1540, ATS) ont été implantés dans la cavité abdominale de 15 ombles de fontaine adultes provenant de la Pisciculture des Alléghanys (St-Alexis-des-Monts, Québec, Canada) en suivant une méthode chirurgicale adaptée de Bélanger et Rodriguez (2001) (voir le Chapitre 3, section Materials and Methods). Les poissons ont ensuite été placés dans un bassin de récupération maintenu à une température constante de 10°C pour une période de cinq à sept jours avant de commencer les expériences.

Les ombles de fontaine ont été soumis à six chocs thermiques ainsi qu'à une augmentation et une diminution graduelles de température (ci-après appelées « cycle de température ») mimant le comportement d'un poisson en milieu naturel. Pour les chocs thermiques, chaque poisson a été soumis à trois augmentations et trois diminutions brusques de température (écarts de 4, 9 et 13°C) à raison d'une seule augmentation et diminution par jour; les individus étaient d'abord transférés d'un bassin maintenu à 10°C à un bassin maintenu à 14, 19 ou 23°C et étaient transférés de nouveau dans le bassin maintenu à 10°C quelques heures plus tard. Le cycle de température consistait à augmenter la température de 10°C à l'intérieur d'un bassin, sur une période d'environ une heure, puis à la redescendre graduellement à la température de départ. Les écarts de température ont été déterminés à partir de l'analyse des séries temporelles de température des poissons enregistrées en 2003 et 2005 pour représenter le mieux possible les réels écarts de température qu'ils expérimentent en milieu naturel sur de courtes périodes (< 1 h), lorsqu'ils se déplacent d'un milieu à un autre. Un récepteur d'ondes radio (modèle R4500, ATS) connecté à une antenne a été installé à proximité des bassins pour enregistrer la température de chaque poisson toutes les deux à cinq minutes. Un thermographe a également été installé à l'intérieur du bassin utilisé pour le cycle de température pour faire un suivi continu de la température de l'eau.

La réponse des émetteurs internes aux changements de température ambiante a été décrite selon trois aspects : le temps de latence séparant le changement de température

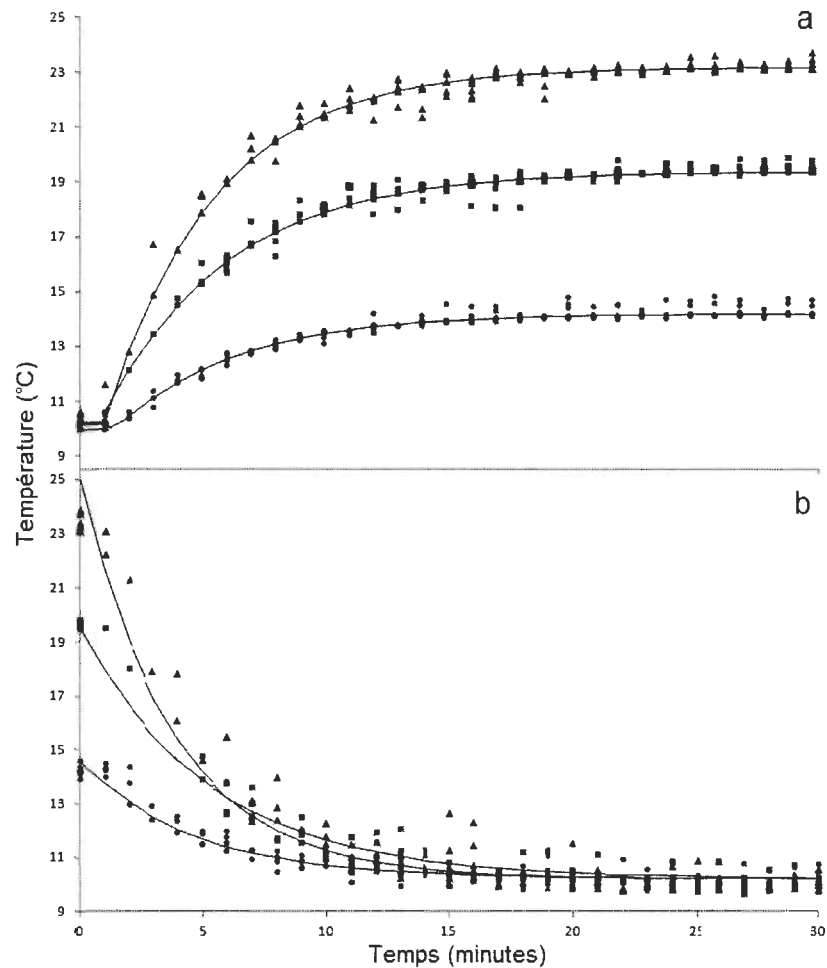
de l'eau et celui de la cavité interne des poissons, le temps requis pour que l'émetteur atteigne la nouvelle température d'équilibre lors d'un choc thermique et la différence de température entre celle de l'eau et celle de la cavité interne des poissons. Pour trouver le temps de latence séparant le changement de température de l'eau de celui de la cavité abdominale des poissons, un modèle décrivant l'évolution de leur température interne en fonction du temps a été calculé pour chacun des six chocs thermiques. Le taux de transfert de chaleur ( $k$ ) a d'abord été calculé à l'aide de l'équation suivante :

$$\ln |T_e - T_b(t)| = \ln |T_e - T_b(0)| - kt$$

où  $T_e$  est la température d'équilibre,  $T_b(t)$ , la température corporelle du poisson au temps  $t$  et  $T_b(0)$ , la température corporelle du poisson au temps zéro (Fechhelm et Neill 1982). Il a ensuite été possible de recalculer une série de valeurs de  $t$  à l'aide des valeurs de  $k$  estimées précédemment et des valeurs connues de  $T_b(t)$ , ce qui nous donnait un temps théorique d'occurrence pour chaque valeur de  $T_b(t)$  en condition de décroissance exponentielle. La différence entre le véritable temps d'occurrence de  $T_b(t)$  et son temps théorique d'occurrence a été considérée comme le temps de latence recherché (Fechhelm et Neill 1982). La production de chaleur due au métabolisme des poissons étant négligeable, celle-ci n'a pas été considérée dans les modèles (Spigarelli et al. 1977, Fechhelm et Neill 1982, Hazel 1993).

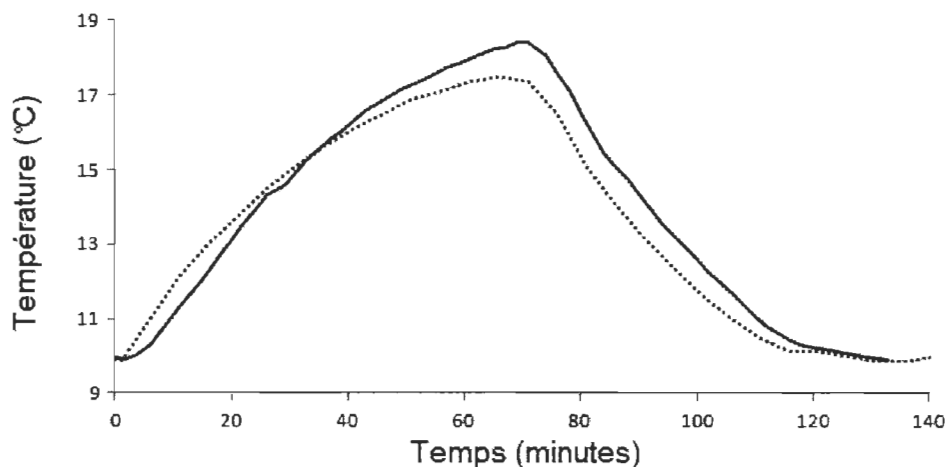
### 2.3 Résultats

Les résultats relatifs aux chocs thermiques indiquent que le temps moyen qui s'écoule entre le changement de température de l'eau et celui détecté à l'intérieur des poissons est de 1.2 min lors d'une hausse de température (Fig. 2.1a) et de 0.6 min lors d'une baisse de température (Fig. 2.1b). Peu importe l'écart de température auquel ont été soumis les individus (4, 9 ou 13°C), la nouvelle température d'équilibre était presque atteinte en 15 min. Le temps requis pour que les émetteurs se stabilisent à la température finale était légèrement plus long lors d'un réchauffement (environ 19 min; Fig. 2.1a) que lors d'un refroidissement de l'eau (environ 17 min; Fig. 2.1b).



**Figure 2.1 :** Changements de température captés par les émetteurs internes en réponse à une brusque (a) augmentation ou (b) diminution de température ambiante. Températures observées pour un écart de (●) 4°C, (■) 9°C et (▲) 13°C. Les courbes représentent les températures prédites par les modèles.

Le temps requis pour que le changement de température de l'eau soit détecté par les émetteurs durant le cycle de température est semblable au temps observé pour les chocs thermiques, soit environ une minute lors d'un réchauffement de l'eau et moins d'une minute lors de son refroidissement (Fig. 2.2). La température interne des poissons suivait relativement bien la température de l'eau lorsque le changement était graduel; la plus grande différence de température observée entre celle de l'eau et celle de la cavité interne des poissons est de l'ordre de 0.7 à 1°C (Fig. 2.2). Lorsque la température ambiante restait relativement constante, la température interne des individus dépassait rarement celle de l'eau de plus de 0.05°C.



**Figure 2.2 :** Exemple du changement de température d'un émetteur interne en réponse à une augmentation et une diminution graduelles de température ambiante mimant le comportement d'un poisson en nature. La ligne pleine représente la température transmise par l'émetteur et la ligne pointillée, la température de l'eau.

## 2.4 Discussion

De façon générale, l'utilisation d'émetteurs internes plutôt qu'externes pour décrire le comportement de thermorégulation de l'omble de fontaine en nature ne semble pas avoir d'impact majeur sur les données récoltées. Le délai requis pour que les émetteurs internes captent le changement de température de l'eau est relativement court, que ce soit lors d'un réchauffement ou d'un refroidissement de l'eau. Aussi, le temps que prennent les émetteurs à atteindre la nouvelle température d'équilibre est considéré comme acceptable, peu importe l'écart de température. Dans le lac, nous ne savons pas exactement de quelle durée sont les excursions effectuées par les poissons dans l'épilimnion. Cependant, il faudrait qu'une excursion en eau particulièrement chaude ou froide soit d'une durée inférieure à 15 minutes et que le changement de milieu se fasse très rapidement pour que cette excursion ne soit pas détectée. De plus, selon les résultats du cycle de température, la différence entre la température de l'eau et celle du poisson ne dépasse pas 1°C lorsque le changement des conditions ambiantes est graduel. Considérant que ce cycle est plus représentatif du comportement d'un poisson en nature que les chocs thermiques, la plupart des excursions devraient être détectées.

Chez les poissons, le taux de transfert de chaleur entre le milieu ambiant et l'intérieur de leur cavité péritonéale peut être influencé par certains facteurs dont l'un des plus importants est la masse du poisson. Plus l'individu est gros, plus le temps requis pour que sa température interne atteigne la température d'équilibre est long (Stevens et Sutterlin 1976, Spigarelli et al. 1977, Fechhelm et Neill 1982). La masse des individus soumis aux manipulations durant cette expérience était comprise entre 203.5 et 624.7 g, ce qui correspond tout à fait à la gamme de masses des individus suivis à l'été 2010 dans le lac Ledoux (206.6 à 485.5 g). Pour cette raison et parce que les manipulations ont été choisies pour représenter le mieux possible ce que les poissons expérimentent en nature, les effets de l'utilisation d'émetteurs internes présentés dans cette expérience peuvent être transposés en milieu naturel. Ces effets n'ayant pas été considérés comme importants, nous avons décidé de ne pas en tenir compte dans l'analyse des séries temporelles de température des ombles de fontaine récoltées pour cette étude.

## CHAPITRE III

### **EFFECT OF THERMAL REGIMES ON BEHAVIOURAL THERMOREGULATORY TACTICS IN LACUSTRINE BROOK CHARR, *SALVELINUS FONTINALIS***

Katerine Goyer, Marc Pépino, Andrea Bertolo, Pierre Magnan

(En préparation)



**Effect of Thermal Regimes on Behavioural Thermoregulatory Tactics**  
**in Lacustrine Brook Charr, *Salvelinus fontinalis***

Katerine Goyer<sup>1</sup>, Andrea Bertolo<sup>1</sup>, Marc Pépino<sup>1</sup>, Pierre Magnan<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Centre de recherche sur les interactions bassins versants – écosystèmes aquatiques  
(RIVE)

Université du Québec à Trois-Rivières

C.P. 500, Trois-Rivières (Québec) Canada, G9A 5H7

<sup>2</sup> Corresponding author: Pierre Magnan

Centre de recherche sur les interactions bassins versants – écosystèmes aquatiques  
(RIVE)

Université du Québec à Trois-Rivières

C.P. 500, Trois-Rivières (Québec) Canada, G9A 5H7

Email: Pierre.Magnan@uqtr.ca

Running headline: Behavioural thermoregulatory tactics in brook charr

## 23    **Abstract**

24       Despite some evidence of within-population phenotypic variation in fish thermal  
25   behaviour, the occurrence of alternative tactics of this behaviour is rarely explicitly  
26   considered when studying natural populations. A recent study [1] revealed the existence  
27   of four behavioural thermoregulatory tactics within a lacustrine brook charr population.  
28   Resource polymorphism and a sex-related difference in energetic budgets were  
29   hypothesized to be the mechanisms underlying the occurrence of these tactics, but these  
30   hypotheses were not tested. The first objective of the present study was to test that the  
31   four behavioural thermoregulatory tactics observed by Bertolo et al. [1] in 2003 and  
32   2005 were stable through time by investigating the same population in 2010. The second  
33   objective was to test whether the sex and the ecotype of individuals were the  
34   mechanisms behind the diversification of thermal behaviours in this population. During  
35   the summer of 2010, 30 adult brook charr were equipped with thermo-sensitive radio  
36   transmitters to monitor their selected temperatures and daily movements. A slight but  
37   significantly different pattern was observed in thermal tactics, with individuals  
38   monitored in 2010 exhibiting two main tactics rather than the four identified in the  
39   previous study. This result was associated with the warmer thermal profile of the lake  
40   during our sampling period than in the previous years: when the mean daily epilimnion  
41   temperature was over 22.4°C, the fish significantly decreased their daily movements and  
42   selected temperatures. Our results also suggest that resource polymorphism — but not  
43   sex — is a mechanism responsible for the diversification of thermal behaviours in the  
44   population. This study shows for the first time that the expression of behavioural

thermoregulatory tactics is related to the lake's thermal regime and that the tactics are plastic through time.

47

Keywords: thermal behaviour, daily movements, *Salvelinus fontinalis*, within-population variability, asymmetric eigenvector maps (AEM), temporal scales, time-series analysis, resource polymorphism.

51

## 52 **Introduction**

In ectotherms, body temperature is largely controlled by environmental temperature, and organisms must develop thermoregulatory mechanisms to survive and optimize temperature-dependent physiological processes [2, 3]. In fish, behavioural thermoregulation involves the selection of thermally optimal habitat by means of preference and avoidance responses along thermal gradients [4]. The active selection of a given temperature by fish often leads to daily movements between a feeding area and a zone where temperatures enhance growth efficiency [5]. Since processes such as digestion or growth can differ in their thermal optima [6], these cyclic movements could provide a bioenergetic advantage by maximizing the rate of different processes occurring at different times [7].

Behavioural thermoregulation has been observed in several salmonid species [e.g., 8, 9]. Being cold-water fish, they frequently encounter suboptimal temperatures during the summer and need to seek thermal refuges to maintain a viable temperature. Some, like rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*), stop feeding and defending their territory to seek cool-water sites when the temperature is over a specific threshold [10, 11]. This behaviour is also observed in brook charr

69 (*Salvelinus fontinalis*) when water temperatures reach 20 to 23°C [12, 13]. In the  
70 absence of thermal refuges, Robinson et al. [14] observed that variable interannual  
71 summer water temperatures strongly influenced brook charr: exposure to chronically  
72 stressful summer temperatures ( $> 20^{\circ}\text{C}$ ) resulted in decreased growth, consumption and  
73 reproduction rates as well as increased mortality.

74 It has long been accepted that species have only one “final thermal preferendum”  
75 (i.e., the temperature actively selected independently of the previous thermal experience;  
76 *sensu* [15]), suggesting that thermal behaviour should be similar among conspecifics.  
77 However, a large number of experimental studies have shown that temperature selection  
78 can be influenced by factors such as acclimation [16], sex [17], intra- and inter-specific  
79 interactions [18], and feeding [19], therefore challenging the general validity of this  
80 paradigm. Despite these examples of within-population phenotypic variation in thermal  
81 behaviour, the occurrence of alternative thermoregulatory tactics is still rarely explicitly  
82 considered when studying natural populations [e.g., 20].

83 A recent study revealed the existence of four behavioural thermoregulatory tactics  
84 within a lacustrine brook charr population: two “warm” tactics with both crepuscular  
85 and finer periodicities, with or without a diel periodicity, and two “cool” tactics, with or  
86 without a diel periodicity [1]. Individuals displaying the “warm” tactics had mean body  
87 temperatures of approximately  $2^{\circ}\text{C}$  higher than those displaying the “cool” tactics.  
88 Based on the observed temperatures, Bertolo et al. [1] suggested that individuals  
89 displaying the warm tactics travel between the littoral and the pelagic zones while those  
90 displaying the cool tactics stay within the pelagic zone. Some studies have documented  
91 the existence of a resource polymorphism among brook charr of this population, with a  
92 pelagic ecotype feeding on zooplankton and a littoral ecotype feeding on benthic

93 organisms [21-23]. Such within-population variability in both prey and habitat use could  
94 have led to the development of alternative thermal behaviours. Polymorphism was  
95 therefore hypothesized to be the mechanism behind the presence of warm and cool  
96 tactics. The authors also suggested that the presence of a diel periodicity in only half of  
97 the population could be explained by a sex-related difference in energetic budgets.  
98 However, because the sex and the ecotype were not assessed, it was not possible to  
99 relate these factors to the observed tactics.

100       The first objective of the present study was to test that the four behavioural  
101 thermoregulatory tactics observed by Bertolo et al. [1] in 2003 and 2005 were stable  
102 through time ( $H_1$ ) by investigating the same population in 2010. We observed a slight  
103 but significantly different pattern in the thermal tactics of brook charr compared to those  
104 observed by Bertolo et al. [1] (see Results section). We thus tested two a posteriori  
105 hypotheses to investigate the influence of water temperature on fish behaviour: ( $H_2$ )  
106 brook charr daily movements are restricted by warmer waters and ( $H_3$ ) the mean selected  
107 temperatures vary according to water temperature. Brook charr is one of the most  
108 sensitive salmonids to warm water and tends to avoid temperatures higher than 20°C  
109 [13, 24, 25]. Warmer thermal profiles should therefore limit fish movements towards  
110 these zones and could also lead fish to seek cool-water sites to avoid suboptimal  
111 temperatures and their related negative effects. The second objective of the study was to  
112 test whether the sex ( $H_4$ ) and the ecotype ( $H_5$ ) of individuals were the mechanisms  
113 behind the diversification of thermal behaviours in this population.

114

## 115 **Materials and Methods**

### 116 *Study lake*

117       The study was carried out from 5 July to 29 August 2010 in Lake Ledoux (46° 38'  
118   N, 73° 15' W), Mastigouche Reserve, Québec, Canada. Lake Ledoux is a typical small  
119   oligotrophic temperate zone lake with respect to surface area (11.9 ha), mean depth (5.5  
120   m), maximum depth (17.0 m), and general physicochemical characteristics [26]. The  
121   summer stratification of the lake provides a heterogeneous thermal habitat (ranging from  
122   5.5 to 27.3°C), and thus, favourable conditions for thermoregulatory behaviour by fish.  
123   Brook charr is the only fish species in the lake and sport fishing is rigorously controlled  
124   by the Québec Government [26]. The lake was closed to fishing during the study.

125

126   *Thermo-sensitive radio transmitter implantation*

127       Fish were captured in June 2010 with Alaska traps covering the littoral (< 2 m  
128   depth) and deeper (> 4 m depth) zones of the lake. Thirty adult individuals (> 180 g)  
129   were equipped with 3.6 g radio transmitters (ATS-F1540 model, Advanced Telemetry  
130   System [ATS], Minnesota, USA) using surgical procedures adapted from Bélanger and  
131   Rodriguez [27]. The fish were anaesthetized with eugenol (clove oil; 50 mg/L) and  
132   placed dorsal side down on a V-shaped surgical board covered with synthetic foam  
133   soaked in Aquarium Pharmaceuticals Stress coat<sup>®</sup> to reduce mucus loss. Constant gill  
134   irrigation containing a dilute anaesthetic solution (clove oil; 20 mg/L) kept the fish  
135   sedated while maintaining a regular rate of opercular beating [28]. Transmitters were  
136   implanted in the peritoneal cavity through a small incision made on the ventral side in  
137   front of the pelvic fins. The transmitter antenna was guided through a hole pierced  
138   between the anal and the pelvic fins. To reduce the risk of infection, oxytetracycline (50  
139   mg/kg of fish mass) was injected into the peritoneal cavity before closing the incision  
140   with non-absorbable synthetic monofilament. The transmitter implantation lasted

141 approximately four minutes. Fish were then kept in an enclosure (3 m × 4 m × 5.5 m  
142 depth) for a period of two to four days. Only fish in apparently good shape and behaving  
143 normally were released into the lake.

144

#### 145 *Temperature data*

146 The lake's temperature profile was measured by 21 thermographs (iBcod, Alpha  
147 Mach Incorporation, Mont St-Hilaire, Québec, Canada) fixed every 0.5 m from the  
148 surface to 10 m in depth. Temperature data were recorded each hour from 5 July to 29  
149 August 2010. Thermographs in the upper 4 m were protected by white bored plastic  
150 tubes to prevent warming from solar radiance.

151 Two radio receivers (models R2100 and R4500, ATS) were installed on two rafts  
152 anchored in the lake at approximately 400 m apart in order to cover the largest area of  
153 the lake. Each receiver was connected to two loop antennas oriented perpendicularly and  
154 to a data logger (ATS-Data Collection computer model D5041 and R4500) that recorded  
155 the temperature of each transmitter every 30 minutes. Given the high percentage of  
156 missing data for some fish, only 16 individuals were retained for the analyses.

157

#### 158 *Radio-tracking*

159 Individual fish were located four times a day (dawn, day, dusk, and night) and four  
160 days a week from 5 July to 13 August 2010. Dawn and dusk included locations recorded  
161 2 h before to 2 h after sunrise and sunset, respectively, while day and night included  
162 those recorded 2 h before to 2 h after noon and midnight. Each fish was located in a  
163 random order from a boat powered by an electric motor and using a radio receiver  
164 (model R2000, ATS) equipped with a loop antenna. For each location, we recorded the

165 geographic coordinates (UTM, North American Datum 1983) using a global positioning  
166 system (hand-held Garmin GPSMAP 76, Olathe, Kansas, USA) equipped with a wide  
167 area augmentation system (WAAS).

168

169 *Statistical analyses*

170 *Thermal tactics*

171 Temperature time series were analyzed for each fish from their mean hourly  
172 temperatures from 5 to 23 July 2010. A malfunction of one of the two receivers after this  
173 date did not allow us to extend the analyses until the end of the sampling period.  
174 Temperature time series were modelled with asymmetric eigenvector maps (AEM; [29]).  
175 AEM are a form of spectral decomposition that explicitly models spatial or temporal  
176 correlation in the data at multiple scales. This method is part of the eigenfunction-based  
177 spatial analysis family [30] and considers space or time in an asymmetric way, i.e., as a  
178 directional process. In this study, AEM were used to determine which temporal scales  
179 are relevant in the patterns of brook charr temperature selection. We preferred this  
180 approach to Fourier analysis or harmonic regression because of its flexibility in  
181 responding to missing values. In a one dimensional case, as in the present study, AEM  
182 give essentially the same results as principal coordinates of neighbour matrices (PCNM;  
183 [31]) with the advantage to avoid linear detrending before the analysis (P. Legendre,  
184 pers. comm.). AEM analysis first creates a series of sinusoidals (hereafter called AEM)  
185 whose periods, measured in hours, decrease progressively, with the largest  
186 corresponding to the study period (450 h) and the smallest to approximately 4 h. The  
187 period of each sinusoidal was determined using a periodogram [32]. AEM were then  
188 used as independent variables in multiple regressions to model temperature data for each



individual separately [29, 31]. To facilitate comparisons among individuals, temperature data from all individuals were modelled with the same set of AEM that was created from a unique sampling grid (one datum per hour). Only AEM having a positive and significant ( $\alpha = 0.05$ ) index of autocorrelation (Moran's I; [33]) were kept for analyses. AEM are orthogonal variables when a regular sampling grid is used [29]. However, artificial collinearity among AEM can occur when temperature data are missing [34]. To control this problem, we measured the collinearity between independent variables using the variance inflation factor (VIF) and we progressively removed AEM having a VIF greater than 10 [35]. AEM were built using the "AEM" package [29] in the R statistical language [36].

The relative importance of each AEM for each individual was assessed by its contribution to the adjusted  $R^2$  of the model (partial  $R_{adj}^2$ ). This importance can be represented at the population level in a scalogram, where the partial  $R_{adj}^2$  values, averaged among all individuals ( $\pm$  SD), are plotted against each AEM variable which are ranked by decreasing period. According to the scalogram shape and to the results obtained by Bertolo et al. [1], AEM were grouped into four temporal scales: "broad" (periodicity  $> 35$ h; AEM 1–25), "diel" (periodicity 35–14h; AEM 26–62), "crepuscular" (periodicity 14–10h; AEM 63–87), and "fine" (periodicity  $< 10$ h; AEM 88–205). A principal component analysis (PCA) was performed on Hellinger-transformed [37] cumulative partial  $R_{adj}^2$  relative to the four temporal scales computed for each individual. With the PCA, we aimed to highlight the presence of different thermal tactics within the population and to identify the relative importance of each temporal scale for each individual.

### 213 Daily movements

214 Fish daily movements were decomposed into two parts: the frequency of their  
 215 daily excursions into the epilimnion and their horizontal movements. The frequency of  
 216 daily excursions into the epilimnion was defined as the number of times a fish was found  
 217 in the epilimnion relative to the total number of positions recorded for that fish during  
 218 the day (expressed in percent of locations in the epilimnion per day). Depths used by  
 219 fish were determined by comparing individual body temperatures to the lake's thermal  
 220 profile of the corresponding day. The frequency of daily excursions into the epilimnion  
 221 was computed from data recorded between 14 July and 29 August over three years in  
 222 Lake Ledoux (2003 and 2005 from Bertolo et al. [1]; 2010 from the present study). This  
 223 period corresponds to the dates for which data were available for the three years. We  
 224 used a regression tree analysis [38] to model the frequency of daily excursions into the  
 225 epilimnion with the mean daily epilimnion and metalimnion temperatures, the day of the  
 226 year, and the year as explanatory variables. The tree was built using the "rpart" package  
 227 [39] in the R statistical language [36]. Regression trees are a robust tool for ecological  
 228 modelling dealing with nonlinear relationships, high-order interactions, and missing  
 229 values [40]. The tree uses binary recursive partitioning [38] to split the data into  
 230 progressively smaller and mutually exclusive subgroups (of high and low frequencies of  
 231 daily excursions), each of which is as homogeneous as possible. Beginning with the  
 232 entire dataset, a splitting criterion is chosen from all possible values of all explanatory  
 233 variables to minimize the variability within the two resulting subgroups with respect to  
 234 the response variable. The splitting procedure is then applied to each subgroup  
 235 separately until there is no variation in the response variable within the subgroups [41].  
 236 Graphically, trees are represented by a dendritic network in which the proportion of the

total sum of squares explained by each split (expressed as the  $r^2$  value) is displayed by the relative lengths of the vertical lines associated with the split [40, 41]. Recursive partitioning sometimes leads to excessive splitting, producing trees that are too large and overfit the data [40]. The regression tree was therefore pruned to an optimal size using 10-fold cross-validation [40] and the 1-SE rule, which favours the smallest tree for which the cross-validated error falls within one standard error of the minimum relative error determined by cross-validation [38, 39]. According to De'ath and Fabricius [40],  $V$ -fold cross-validation based on repeated observations of the sampling units (here individual fish) can lead to over-optimistic predictions of error rates and overestimation of the best tree size, since subsamples within units (here frequencies of daily excursions for a same fish) are likely to be correlated. To overcome this problem, De'ath and Fabricius [40] suggested that only whole sampling units (here all frequencies of daily excursions for a same fish) be selected in the subsets so that units are predicted only from other units. We therefore applied this modification to the 10-fold cross-validation by creating 10 subsets, each one of them containing only complete sampling units. We tested the pruned tree with a permutation method to determine whether it explained significantly more variance than a random regression tree of equal complexity [41].

We investigated the influence of water temperature on the horizontal movements of fish (recorded from 5 July to 13 August 2010) by comparing the mean distance travelled by each individual at each period of the day above and below a mean daily epilimnion temperature threshold (identified in the regression tree analysis; see Results section). The travelled distance was defined as the linear distance between two consecutive locations. For each thermal tactic identified in the time series analyses (see

Results section), the distances were compared between periods of the day and thermal conditions by two-way ANOVA.

### Selected temperatures

For each thermal tactic, the mean individual selected temperatures (recorded from 5 July to 13 August 2010) were compared between periods of the day and thermal conditions by two-way ANOVA.

### Sex and ecotype

Of the 16 individuals retained for analyses, eight were recaptured and sexed during fall 2010 during another study (A. Charaoui, C. Audet and P. Magnan, unpubl. data). We determined if the sex of these individuals was related to a specific thermal tactic.

It was shown that the zone of capture is a good indicator of an individual's ecotype [23]. Fish captured in June in the littoral zone were then considered as littoral individuals and those captured in the deeper zone of the lake were considered as pelagic individuals. Among the fish recaptured in fall 2010, some were not found in the same zone as in June. In these cases, since only littoral individuals are expected to be captured in the littoral zone, all fish captured at least once in this zone were considered as littoral individuals. We considered brook charr as pelagic individuals only if they were captured on both occasions in the deeper zone of the lake. We determined if the zone of capture was related to a specific thermal tactic.

All analyses were performed in the R statistical language [36].

### *Ethics Statement*

284 This study was approved by the Animal Care Committee of the University of  
 285 Québec at Trois-Rivières (Comité de Bons Soins aux Animaux de l'UQTR – CBSA;  
 286 certificate #2010-P.M.26).

287

## 288 **Results**

### 289 *Lake temperature*

290 Lake Ledoux was stratified during the whole study period (5 July to 29 August  
 291 2010). The epilimnion and metalimnion were estimated daily based on the lake's  
 292 thermal profiles [*sensu* 42]; their mean temperatures ( $\pm$  SD) were  $22.6 \pm 1.9^{\circ}\text{C}$  and  $13.1$   
 293  $\pm 0.8^{\circ}\text{C}$ , respectively. Over this period, the metalimnion started at depths ranging from  
 294 1.5 to 4 m while its lower limit was stable at 8.5 m depth. Temperatures for the period  
 295 considered in the thermal tactics analyses (next section; 5–23 July) were significantly  
 296 warmer in 2010 than in 2003 and 2005 (Table 1). During the period considered in the  
 297 daily movements analyses (the frequency of daily excursions into the epilimnion; 14  
 298 July to 29 August), epilimnion temperatures were similar among the three years whereas  
 299 metalimnion temperatures were significantly warmer in 2010 (Table 1).

300

### 301 *Thermal tactics*

302 Temperature data modelled by multiple regressions using AEM contained between  
 303 9% and 35% of missing values per fish. Nevertheless, individual thermal patterns were  
 304 well fitted by AEM, with a mean adjusted coefficient of determination ( $R_{\text{adj}}^2$ ) of  $0.75 \pm$   
 305  $0.08$  (Fig. S1-S2). At the population level, relevant periodicities in thermal behaviour  
 306 identified by the scalogram were strikingly similar to those revealed by Bertolo et al. [1]  
 307 (Fig. S3). The highest mean partial  $R_{\text{adj}}^2$  value was observed for the first AEM, which

308 indicates the presence of a broadscale thermal pattern. A signal of a similar magnitude  
 309 was found around AEM 36, which corresponds to a diel periodicity. Weaker signals  
 310 were also observed at finer temporal scales (AEM 72, 108, and 144), corresponding to  
 311 periodicities of 12, 8, and 6 hours, respectively (Fig. S3). These periodicities were used  
 312 to define the four temporal scales defined in the Materials and Methods section, and  
 313 which are essentially the same as those used in Bertolo et al. (2011).

314 PCA conducted on cumulative partial  $R_{adj}^2$  relative to the four temporal scales  
 315 revealed at least two clear patterns (Fig. 1). The first axis explained a large portion of the  
 316 variation (81.7%); individuals with negative scores on the first axis showed thermal  
 317 patterns characterized by clear diel cycles while those with positive scores were related  
 318 to thermal patterns characterized by broad temporal scales. This division of individuals  
 319 along the first axis suggested the occurrence of two thermal tactics (hereafter referred to  
 320 as “diel” and “broad” tactics, respectively; see discussion). The second axis explained  
 321 12.1% of the variation and should correspond to the warm/cold tactics axis identified in  
 322 Bertolo et al. [1], characterized by both crepuscular and fine periodicities (Fig. 1, but see  
 323 discussion).

324

### 325 *Daily movements*

326 The regression tree was pruned to a size of three leaves and explained a low but  
 327 significant part of the variation of the frequency of daily excursions into the epilimnion  
 328 ( $r^2 = 0.15$ ,  $P < 0.05$ ; Fig. 2). The results indicate that the frequency of these excursions is  
 329 correlated with both the mean daily epilimnion and metalimnion temperatures. The fish  
 330 first responded to epilimnion thermal conditions ( $r^2 = 0.08$ ), making almost no  
 331 excursions into this layer when the mean daily temperature exceeded 22.4°C. The mean

332 daily metalimnion temperature also affected fish behaviour ( $r^2 = 0.07$ ), although in this  
 333 case, warmer temperatures ( $> 12.0^\circ\text{C}$ ) promoted excursions into the epilimnion.

334 Horizontal distances travelled by the fish varied from 53 to 1580 m (mean  $\pm$  SD;  
 335  $466 \pm 264$  m) per day and from 2 to 663 m (mean  $\pm$  SD;  $122 \pm 112$  m) between two  
 336 consecutive location periods. For both thermal tactics, the amplitude of horizontal  
 337 movements significantly decreased when the mean daily epilimnion temperature  
 338 exceeded the thermal threshold of  $22.4^\circ\text{C}$  determined in the regression tree analysis (Fig.  
 339 3; diel tactic:  $F_{1,61} = 6.66$ ,  $P < 0.05$ ; broad tactic:  $F_{1,42} = 7.29$ ,  $P < 0.01$ ). Horizontal  
 340 distances travelled by individuals of both tactics were not significantly different ( $F_{1,56} =$   
 341  $1.29$ ,  $P > 0.05$ ). However, individuals displaying the diel tactic showed no significant  
 342 differences in the horizontal distances they travelled at different periods of the day ( $F_{3,61}$   
 343  $= 0.51$ ,  $P > 0.05$ ) both below and above  $22.4^\circ\text{C}$ , although they tended to be less active  
 344 during daytime (Fig. 3). In contrast, the horizontal distances travelled by individuals  
 345 from the broad tactic were significantly higher during the night than during the day ( $F_{3,42}$   
 346  $= 10.34$ ,  $P < 0.001$ ), and this pattern was not affected by the epilimnion temperature  
 347 (Fig. 3). They also exhibited a lower variability in the amplitude of their horizontal  
 348 movements than individuals from the diel tactic.

349

### 350 *Selected temperatures*

351 Mean individual body temperatures significantly decreased with an increase of  
 352 epilimnion temperature for both tactics (Fig. 4; diel tactic:  $F_{1,64} = 15.49$ ,  $P < 0.001$ ;  
 353 broad tactic:  $F_{1,48} = 40.44$ ,  $P < 0.001$ ). Temperatures selected by diel and broad tactics  
 354 were not significantly different ( $F_{1,56} = 0.61$ ,  $P > 0.05$ ), varying between  $9.1$  to  $18.1^\circ\text{C}$   
 355 (mean  $\pm$  SD;  $14.0 \pm 3.1^\circ\text{C}$ ) when the mean daily epilimnion temperature was below

22.4°C and dropping to 7.5 to 16.0°C (mean  $\pm$  SD;  $10.8 \pm 2.3^\circ\text{C}$ ) when it was higher than 22.4°C. Individuals from both tactics did not differ in their diel pattern of selected temperatures (Fig. 4; diel tactic:  $F_{3,64} = 0.23$ ,  $P > 0.05$ ; broad tactic:  $F_{3,48} = 0.42$ ,  $P > 0.05$ ). As for the mean travelled distances (Fig. 3), fish displaying the broad tactic exhibited a lower variability in their selected temperatures than those from the diel tactic (Fig. 4).

362

### 363 *Sex and ecotype*

364       The eight individuals that were sexed during another project were dispersed  
365 along the first and the second PCA axis and thus showed no particular pattern with  
366 respect to the thermal tactics (Fig. 1). In contrast, individuals captured in the pelagic  
367 zone were restricted to the upper quarters of the PCA plot while those captured in the  
368 littoral zone were distributed in the four quarters (Fig. 1).

369

## 370 **Discussion**

### 371 *Thermal tactics*

372       Our results confirm that different behavioural thermoregulatory tactics can co-  
373 occur within a fish population and that these tactics are stable through time. Both the  
374 scalogram and PCA analyses support the interannual stability of the tactics identified by  
375 Bertolo et al. [1]. In fact, Bertolo et al. [1] observed four tactics: two “warm” tactics  
376 with both crepuscular and finer periodicities, with or without a diel periodicity, and two  
377 “cool” tactics, with or without a diel periodicity. Fish without a diel periodicity were  
378 said to have a “broad” periodicity (see [1]). However, individuals monitored in 2010  
379 exhibited two main tactics rather than the four identified by Bertolo et al. [1]: they



displayed thermal patterns characterized by either a diel or a broad periodicity. Crepuscular and fine periodicities were also present in thermal patterns, but since they explained much less variability in the data than the diel and broad ones, it was not possible to consider them as definite tactics. Furthermore, unlike the results of 2003 and 2005 [1], which included two warm and two cool tactics, we found no difference in individual mean body temperatures in 2010. This result is probably due to the substantial difference in the thermal conditions of the lake over the three sampling years, with both the mean epilimnion and metalimnion temperatures being higher in 2010 than in 2003 and 2005 (by 2.3 and 3.3°C and 1.6 and 3.1°C, respectively). Because brook charr is a cold-water stenotherm [24], such increases in water temperature could lead to behavioural changes (see discussion below).

391

#### 392 *Daily movements*

The analyses of brook charr daily movements in relation to water temperature support our hypothesis that movements are restricted by warmer water. Our results revealed that the frequency of daily excursions into the epilimnion dropped abruptly when this zone exceeded 22.4°C. This behaviour has already been observed in lake charr (*Salvelinus namaycush*): Snucins and Gunn [43] found that fish movements into the epilimnion, assumed to be feeding forays, were low (3% of all observations) and brief when the water temperature in this layer rose above their upper thermal tolerance. Other studies have shown that brook charr change their behaviour by migrating to cooler upstream reaches in streams [25] or to deeper water in lakes [44], or by selecting cool-water sites [12, 13] once water temperatures reach 20 to 23°C. These limiting temperatures are consistent with the one observed in our study (22.4°C) and can be

404 considered as a threshold over which temperatures are avoided by this species. Although  
405 field observations have shown that brook charr can tolerate temperatures of 24 to 26.5°C  
406 [45], several studies provided evidence that exposure to temperatures above 20°C can  
407 lead to negative effects on brook charr metabolism, growth, consumption, and mortality  
408 [14, 25]. Individuals also responded to the mean daily metalimnion temperature,  
409 increasing the frequency of their excursions into the epilimnion when it reached 12.0°C.  
410 In most fish species, growth increases with temperature to an optimum beyond which it  
411 decreases [46]. Since optimal growth temperature for brook charr is approximately  
412 14.6°C [47], such an increase in the metalimnion temperature could lead to enhanced  
413 efficiencies of physiological processes including consumption, digestion, and growth  
414 rates [46]. Much brook charr feeding occurs in the epilimnion, either in the littoral zone  
415 to feed on benthic organisms or in the pelagic zone to feed on zooplankton [22]. More  
416 excursions into epilimnion would therefore maximize growth efficiency by increasing  
417 feeding opportunities.

418       The horizontal distances travelled by individuals of both tactics were lower when  
419 the mean daily epilimnion temperature was above 22.4°C. Brook charr feeding forays  
420 involve both vertical and horizontal movements [21, 48]. When the feeding zones are  
421 not accessible due to high water temperatures, a decrease of their feeding activity must  
422 therefore involve a reduction of both vertical and horizontal movements [19].  
423 Individuals from the diel tactic showed no clear diel pattern with regard to the horizontal  
424 distances travelled, whereas those of the broad tactic increased the amplitude of their  
425 horizontal movements during the night. This activity pattern has already been  
426 documented in other salmonids [e.g., 49] and is consistent with the diel behaviour  
427 observed in adult brook charr from Lake Ledoux by Bourke et al. [48]; these authors

428 observed that the minimum distance travelled by brook charr between two consecutive  
429 locations was much higher at dusk and night than during the day.

430

#### 431 *Selected temperatures*

432       The lake's thermal conditions not only affected the daily movements of  
433 individuals but also their selected temperatures. When the mean daily epilimnion  
434 temperature stayed under 22.4°C, the mean body temperature of individuals closely  
435 matched the species optimal temperature for growth [47]. However, once this threshold  
436 was reached, individuals changed their position in the water column to seek cooler areas,  
437 decreasing their mean body temperature by approximately 3°C. Javaid and Anderson  
438 [50] showed that a change in selected temperature occurred when brook charr, Atlantic  
439 salmon, and rainbow trout were starved; for example, brook charr responded with a  
440 decrease of about 3°C in their selected temperature within 24 hours after cessation of  
441 feeding. Selected temperature then rose by 1.5°C and remained constant during the rest  
442 of the starvation period (19 days). Within 24 hours after resumption of feeding, their  
443 selected temperature returned to its pre-starvation value. The same phenomenon could  
444 have happened in Lake Ledoux during our study. When the mean daily epilimnion  
445 temperature was over 22.4°C, fish might not have access to their primary food source  
446 and thus selected lower temperatures to reduce their energy expenditure.

447       We observed no significant difference in the diel pattern of selected temperatures  
448 for individuals of either tactic. However, fish displaying the broad tactic exhibited a  
449 lower variability in their selected temperatures than fish with the diel tactic. A closer  
450 examination of individual temperature time series (Fig. S1) suggested two different diel  
451 patterns among individuals of the diel tactic: half of them remained in warmer water

452 during the day and in cooler water during the night while the other half displayed the  
 453 reverse pattern (Fig. 5). These differences are not significant, probably because the small  
 454 number of individuals in each pattern decreases the power of our statistical analyses.  
 455 Nevertheless, individuals selecting warmer water during the day tended to show an  
 456 inverse diel vertical migration (DVM). DVM is a well-documented behaviour in fish,  
 457 especially in salmonids [e.g., 8, 51, 52]. These migrations usually involve a selection of  
 458 lower temperatures during daytime, after feeding in relatively warm layers during the  
 459 night, in order to reduce losses due to basal metabolism and conserve energy when food  
 460 is limited [8, 46]. In Lake Ledoux, at least 50% of the individuals exhibited the opposite  
 461 behaviour, which was also observed by Bertolo et al. [1]. Although this behaviour was  
 462 explained by an optimization of their energy budget [1], it is difficult to explain why it is  
 463 not adopted by all individuals.

464 DVM is generally considered a characteristic of the entire population [51, 52].  
 465 However, recent studies showed that different individual traits such as sex, size, or  
 466 condition can induce different DVM strategies within a population [53, 54]. Hight and  
 467 Lowe [55] showed that only female leopard sharks (*Triakis semifasciata*) performed  
 468 inverse DVM, which likely increases physiological functions involved in reproduction.  
 469 Mehner and Kasprzak [56] found the existence of partial DVM in a lake inhabited by  
 470 two cisco species, the common vendace (*Coregonus albula*) and the Fontane cisco  
 471 (*Coregonus fontanae*): both species performed DVM, but depending on fish size, water  
 472 temperature, and consumption rates in the daytime habitat, a varying proportion of  
 473 individuals remained all day in the same habitat. In our study, no such difference in sex,  
 474 body size, or condition was found between the tactics nor between the two types of diel  
 475 patterns within the diel tactic (results not shown). It is possible that other traits such as

476 social status [57] or behavioural syndromes [58] may have contributed to the occurrence  
477 of these opposite behaviours. The existence of different diel thermal behaviours could  
478 also be explained by variable cost-benefit ratios resulting from interactions between  
479 feeding gain and bioenergetics efficiency [56].

480

#### 481 *Ecotype*

482         The well-documented resource polymorphism in Lake Ledoux was suggested to  
483 be the mechanism behind the presence of warm and cool tactics in this system [1]: the  
484 warm tactics, also characterized by fine-scale temporal patterns, were associated with  
485 littoral individuals while the cool tactics were associated with pelagic ones. The  
486 interpretation of the different tactics was based on the fact that, together with their  
487 higher average temperature, warm tactic individuals had greater amplitudes of daily  
488 variations in their selected temperatures and made more frequent incursions into  
489 epilimnetic waters, which were more likely to be in the littoral zone. As mentioned  
490 earlier, no differences in selected temperatures were found between the tactics for fish  
491 monitored in 2010. However, only individuals captured in the littoral zone exhibited  
492 fine-scale periodicities in their thermal pattern. Our results, combined with those of  
493 Bertolo et al. [1], thus strongly suggest that resource polymorphism is one of the main  
494 mechanisms behind the diversification of thermal behaviours in this population.

495

#### 496 *Conclusion*

497         Our study confirms the interannual stability of the thermoregulatory tactics in  
498 brook charr observed by Bertolo et al. [1] and thus the maintenance of a spatio-temporal  
499 segregation of individuals over the years, presumably for a better exploitation of

500 available resources [59]. However, our results showed that the expression of these  
501 tactics can be strongly influenced by the lake's thermal regime. Mathematical models  
502 predict that the surface temperature of Canadian Shield lakes will increase with global  
503 warming [60, 61]. These results therefore provide insight into the potential impact of  
504 global warming on cold-water species. However, further investigation will be required to  
505 gain a full understanding of the factors leading individuals to adopt a given tactic as well  
506 as of the processes governing individual variability in the diel patterns of selected  
507 temperatures.

508

## 509 **Acknowledgments**

510 We thank Amélie Carignan, Gabriel Pepin, and Marie-Soleil Weizineau for their  
511 field assistance and Chantal Fournier, Véronique Boily, and Ariane Charaoui for their  
512 technical assistance. This research was supported by a grant from the Natural Sciences  
513 and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and the Canada Research Chair  
514 program to P. Magnan. K. Goyer was supported by post-graduate fellowships from  
515 NSERC, the Fonds de recherche du Québec - Nature et technologies, and the Canada  
516 Research Chair in Freshwater Ecology.

517

## 518 **Author contributions**

519 Conceived and designed the experiments: PM. Performed the experiments: KG.  
520 Analyzed the data: KG, AB, MP, PM. Contributed reagents/materials/analysis tools:  
521 PM. Wrote the paper: KG, PM, AB, MP.

522

## 523 **References**

- 524 1. Bertolo A, Pepino M, Adams J, Magnan P (2011) Behavioural thermoregulatory  
525 tactics in lacustrine brook charr, *Salvelinus fontinalis*. PLoS ONE 6: e18603.
- 526 2. Angilletta MJ, Hill T, Robson MA (2002) Is physiological performance optimized  
527 by thermoregulatory behavior?: a case study of the eastern fence lizard, *Sceloporus*  
528 *undulatus*. J. Therm. Biol. 27: 199-204.
- 529 3. Bicego KC, Barros RCH, Branco LGS (2007) Physiology of temperature regulation:  
530 comparative aspects. Comp. Biochem. Physiol. A-Mol. Integr. Physiol. 147: 616-  
531 639.
- 532 4. Reynolds WW (1979) Thermoregulation in ectotherms – perspective and  
533 introduction to the symposium. Am. Zool. 19: 193-194.
- 534 5. Moyle PB, Cech JJ Jr (2000) Fishes: an introduction to ichthyology, 4e ed. Toronto:  
535 Prentice Hall Canada Inc. 612p.
- 536 6. Crawshaw LI (1977) Physiological and behavioural reactions of fishes to  
537 temperature change. J. Fish. Res. Board Can. 34: 730-734.
- 538 7. Neverman D, Wurtsbaugh WA (1994) The thermoregulatory function of diel  
539 vertical migration for a juvenile fish, *Cottus extensus*. Oecologia 98: 247-256.
- 540 8. Reynolds WW, Casterlin ME (1979) Thermoregulatory behavior of brown trout,  
541 *Salmo trutta*. Hydrobiologia 62: 79-80.
- 542 9. Richter A, Kolmes SA (2005) Maximum temperature limits for chinook, coho, and  
543 chum salmon, and steelhead trout in the Pacific Northwest. Rev. Fish. Sci. 13: 23-  
544 49.
- 545 10. Keefer ML, Peery CA, High B (2009) Behavioral thermoregulation and associated  
546 mortality trade-offs in migrating adult steelhead (*Oncorhynchus mykiss*): variability  
547 among sympatric populations. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 66: 1734-1747.

- 548 11. Breau C, Cunjak RA, Peake SJ (2011) Behaviour during elevated water  
549 temperatures: can physiology explain movement of juvenile Atlantic salmon to cool  
550 water? J. Anim. Ecol. 80: 844-853.
- 551 12. Biro PA (1998) Staying cool: behavioral thermoregulation during summer by  
552 young-of-year brook trout in a lake. Trans. Am. Fish. Soc. 127: 212-222.
- 553 13. Baird OE, Krueger CC (2003) Behavioral thermoregulation of brook and rainbow  
554 trout: comparison of summer habitat use in an Adirondack river, New York. Trans.  
555 Am. Fish. Soc. 132: 1194-1206.
- 556 14. Robinson JM, Josephson DC, Weidel BC, Kraft CE (2010) Influence of variable  
557 interannual summer water temperatures on brook trout growth, consumption,  
558 reproduction and mortality in an unstratified Adirondack lake. Trans. Am. Fish.  
559 Soc. 139: 685-699.
- 560 15. Fry FEJ (1947) Effects of the environment on animal activity. Univ. Toronto Stud.  
561 Biol. Ser. 55, Publ. Ontario Fish. Res. Lab. 68: 1-62.
- 562 16. Cherry DS, Dickson KL, Cairns J Jr (1975) Temperatures selected and avoided by  
563 fish at various acclimation temperatures. J. Fish. Res. Board Can. 32: 485-491.
- 564 17. Podrabsky JE, Clelen D, Crawshaw LI (2008) Temperature preference and  
565 reproductive fitness of the annual killifish *Austrofundulus limnaeus* exposed to  
566 constant and fluctuating temperatures. J. Comp. Physiol. A-Neuroethol. Sens.  
567 Neural Behav. Physiol. 194: 385-393.
- 568 18. Magnuson JJ, Crowder LB, Medvick PA (1979) Temperature as an ecological  
569 resource. Am. Zool. 19: 331-343.



- 570 19. van Dijk PLM, Staaks G, Hardewig I (2002) The effect of fasting and refeeding on  
571 temperature preference, activity and growth of roach, *Rutilus rutilus*. *Oecologia*  
572 130: 496-504.
- 573 20. Roscoe DW, Hinch SG, Cooke SJ, Patterson DA (2010) Behaviour and thermal  
574 experience of adult sockeye salmon migrating through stratified lakes near  
575 spawning grounds: the roles of reproductive and energetic states. *Ecol. Freshw. Fish*  
576 19: 51-62.
- 577 21. Bourke P, Magnan P, Rodriguez MA (1997) Individual variations in habitat use and  
578 morphology in brook charr. *J. Fish Biol.* 51: 783-794.
- 579 22. Bourke P, Magnan P, Rodriguez MA (1999) Phenotypic responses of lacustrine  
580 brook charr in relation to the intensity of interspecific competition. *Evol. Ecol.* 13:  
581 19-31.
- 582 23. Dynes J, Magnan P, Bernatchez L, Rodriguez MA (1999) Genetic and  
583 morphological variation between two forms of lacustrine brook charr. *J. Fish Biol.*  
584 54: 955-972.
- 585 24. Power G (1980) The brook charr, *Salvelinus fontinalis*. In: Balon EK, ed. *Charrs:*  
586 *Salmonid fishes of the genus Salvelinus*. The Hague, The Netherlands: Dr. W. Junk  
587 Publishers. pp 141-203.
- 588 25. Hayes DB, Taylor WW, Drake MT, Marod SM, Whelan GE (1998) The value of  
589 headwaters to brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in the Ford River, Michigan, USA.  
590 In: Haigh MJ, Krecke J, Rajwar GS, Kilmartin MP, ed. *Headwaters: water*  
591 *resources and soil conservation*. Brookfield, Vermont: A.A. Balkeman. pp175-185.

- 592 26. Magnan P (1988) Interactions between brook charr, *Salvelinus fontinalis*, and  
593 nonsalmonid species – ecological shift, morphological shift, and their impact on  
594 zooplankton communities. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45: 999-1009.
- 595 27. Bélanger G, Rodriguez MA (2001) Homing behaviour of stream-dwelling brook  
596 charr following experimental displacement. J. Fish Biol. 59: 987-1001.
- 597 28. Bridger CJ, Booth RK (2003) The effects of biotelemetry transmitter presence and  
598 attachment procedures on fish physiology and behavior. Rev. Fish. Sci. 11: 13-34.
- 599 29. Blanchet FG, Legendre P, Borcard D (2008) Modelling directional spatial processes  
600 in ecological data. Ecol. Model. 215: 325-336.
- 601 30. Griffith DA, Peres-Neto PR (2006) Spatial modeling in ecology: the flexibility of  
602 eigenfunction spatial analyses. Ecology 87: 2603-2613.
- 603 31. Borcard D, Legendre P (2002) All-scale spatial analysis of ecological data by means  
604 of principal coordinates of neighbour matrices. Ecol. Model. 153: 51-68.
- 605 32. Legendre P, Legendre L (1998) Numerical ecology, 2nd English edition.  
606 Amsterdam: Elsevier Science BV. 853p.
- 607 33. Dray S, Legendre P, Peres-Neto PR (2006) Spatial modelling: a comprehensive  
608 framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). Ecol.  
609 Model. 196: 483-493.
- 610 34. Borcard D, Legendre P, Avois-Jacquet C, Tuomisto H (2004) Dissecting the spatial  
611 structure of ecological data at multiple scales. Ecology 85: 1826-1832.
- 612 35. ter Braak CJF, Smilauer P (2002) CANOCO reference manual and CanoDraw for  
613 Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5).  
614 Wageningen, NL: Centre for Biometry Wageningen.

- 615 36. R Development Core Team (2007) R: a language and environment for statistical  
616 computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-  
617 900051-07-0. Available: <http://www.R-project.org>.
- 618 37. Legendre P, Gallagher ED (2001) Ecologically meaningful transformations for  
619 ordination of species data. *Oecologia* 129: 271-280.
- 620 38. Breiman L, Friedman JH, Olshen RA, Stone CJ (1984) Classification and regression  
621 trees. Belmont: Wadsworth International Group. 358p.
- 622 39. Atkinson EJ, Therneau TM (2000) An introduction to recursive partitioning using  
623 Rpart routines. Mayo Foundation, Rochester, New York. Technical Rep. No. 61.  
624 52p.
- 625 40. De'ath G, Fabricius KE (2000) Classification and regression trees: a powerful yet  
626 simple technique for ecological data analysis. *Ecology* 81: 3178-3192.
- 627 41. Rejwan C, Collins NC, Brunner LJ, Shuter BJ, Ridgway MS (1999) Tree regression  
628 analysis on the nesting habitat of smallmouth bass. *Ecology* 80: 341-348.
- 629 42. Wetzel RG (1983) Limnology, 2nd ed. Philadelphia: Saunders College Publishing.  
630 858p.
- 631 43. Snucins EJ, Gunn JM (1995) Coping with a warm environment – behavioral  
632 thermoregulation by lake trout. *Trans. Am. Fish. Soc.* 124: 118-123.
- 633 44. Wurtsbaugh WA, Brocksen RW, Goldman CR (1975) Food and distribution of  
634 underyearling brook and rainbow trout in Castle Lake, California. *Trans. Am. Fish.*  
635 *Soc.* 104: 88-95.
- 636 45. Wehrly KE, Wang LZ, Mitro M (2007) Field-based estimates of thermal tolerance  
637 limits for trout: incorporating exposure time and temperature fluctuation. *Trans.*  
638 *Am. Fish. Soc.* 136: 365-374.

- 639 46. Brett JR (1971) Energetic responses of salmon to temperature. A study of some  
640 thermal relations in physiology and freshwater ecology of sockeye salmon  
641 (*Oncorhynchus nerka*). Am. Zool. 11: 99-113.
- 642 47. Wismer DA, Christie AE (1987) Temperature relationships of Great Lakes fishes: a  
643 data compilation. Great Lakes Fishery Commission Special Publication No. 87-3.  
644 Ann Arbor, Michigan.
- 645 48. Bourke P, Magnan P, Rodriguez MA (1996) Diel locomotor activity of brook charr,  
646 as determined by radiotelemetry. J. Fish Biol. 49: 1174-1185.
- 647 49. Matthews KR, Berg NH, Azuma DL, Lambert TR (1994) Cool water formation and  
648 trout habitat use in a deep pool in the Sierra-Nevada, California. Trans. Am. Fish.  
649 Soc. 123: 549-564.
- 650 50. Javaid MY, Andersson JM (1967) Influence of starvation on selected temperature of  
651 some salmonids. J. Fish. Res. Board Can. 24: 1515-1519.
- 652 51. Scheuerell MD, Schindler DE (2003) Diel vertical migration by juvenile sockeye  
653 salmon: empirical evidence for the antipredation window. Ecology 84: 1713-1720.
- 654 52. Hrabik TR, Jensen OP, Martell SJD, Walters CJ, Kitchell JF (2006) Diel vertical  
655 migration in the Lake Superior pelagic community. I. Changes in vertical migration  
656 of coregonids in response to varying predation risk. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 63:  
657 2286-2295.
- 658 53. Hays GC, Kennedy H, Frost BW (2001) Individual variability in diel vertical  
659 migration of a marine copepod: why some individuals remain at depth when others  
660 migrate. Limnol. Oceanogr. 46: 2050-2054.
- 661 54. Hansson LA, Hylander S (2009) Size-structured risk assessments govern *Daphnia*  
662 migration. Proc. R. Soc. B-Biol. Sci. 276: 331-336.

- 663 55. Hight BV, Lowe CG (2007) Elevated body temperatures of adult female leopard  
664 sharks, *Triakis semifasciata*, while aggregating in shallow nearshore embayments:  
665 evidence for behavioral thermoregulation? J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 352: 114-128.
- 666 56. Mehner T, Kasprzak P (2011) Partial diel vertical migrations in pelagic fish. J.  
667 Anim. Ecol. 80: 761-770.
- 668 57. Alanärä A, Burns MD, Metcalfe NB (2001) Intraspecific resource partitioning in  
669 brown trout: the temporal distribution of foraging is determined by social rank. J.  
670 Anim. Ecol. 70: 980-986.
- 671 58. Sih A, Bell AM, Johnson JC, Ziemba RE (2004) Behavioral syndromes: an  
672 integrative overview. Q. Rev. Biol. 79: 241-277.
- 673 59. Kobler A, Klefoth T, Mehner T, Arlinghaus R (2009) Coexistence of behavioral  
674 types in an aquatic top predator: a response to resource limitation? Oecologia 161:  
675 837-847.
- 676 60. Magnuson JJ, Webster KE, Assel RA, Bowser CJ, Dillon PJ et al. (1997) Potential  
677 effects of climate changes on aquatic systems: Laurentian Great Lakes and  
678 Precambrian Shield Region. Hydrol. Process. 11: 825-871.
- 679 61. Music B, Sykes C (2011) CRCM Diagnostics for future water resources in OPG  
680 priority watersheds. Ouranos. 48p.

681

## 682 **Figure legends**

683 **Figure 1. PCA on the cumulative partial  $R_{adj}^2$  of the AEM relative to the four**  
 684 **temporal scales identified in Bertolo et al. [1]: broad, diel, crepuscular, and fine.**

685 Open and filled symbols refer to individuals captured in the pelagic and littoral zones of  
 686 the lake, respectively. Circles: females; triangles: males; squares: sex unknown.

687 **Figure 2. Regression tree model of the frequency of daily excursions into the**  
 688 **epilimnion based on mean daily epilimnion and metalimnion temperatures, the day**  
 689 **of the year, and the year (14 July to 29 August 2003, 2005, and 2010).** Each split is  
 690 labelled with the variable and the value determining the split. The tree was pruned to a  
 691 size of three terminal groups (leaves), each one labelled with the mean percentage of  
 692 daily excursions and the number of observations within the group. The tree explained  
 693 15% of the total variation ( $P < 0.05$ ). The vertical depth of each split is proportional to  
 694 the explained variation.

695 **Figure 3. Box plots showing the mean horizontal distances travelled by fish**  
 696 **displaying the diel ( $n = 9$ ) and broad ( $n = 7$ ) tactics for each period of the day (2010**  
 697 **data only).** Distances presented at each period correspond to the distance travelled  
 698 between this period and the previous one. White bars: distances travelled when the mean  
 699 daily epilimnion temperature was below 22.4 °C. Grey bars: distances travelled when  
 700 the mean daily epilimnion temperature was above 22.4 °C. The box plots show median  
 701 values with the 25<sup>th</sup> and 75<sup>th</sup> percentiles. The whiskers show the range of values falling  
 702 within 1.5 interquartile ranges of either quartile. The circles represent outliers. Periods  
 703 with the same letter are not significantly different (post-hoc Tukey test,  $P < 0.05$ ).

704 **Figure 4. Box plots showing the mean selected temperatures for individuals**  
 705 **displaying the diel ( $n = 9$ ) and broad ( $n = 7$ ) tactics for each period of the day (2010**

706 **data only).** White bars: selected temperatures when the mean daily epilimnion  
707 temperature was below 22.4 °C. Grey bars: selected temperatures when the mean daily  
708 epilimnion temperature was above 22.4 °C. The box plots show median values with the  
709 25<sup>th</sup> and 75<sup>th</sup> percentiles. The whiskers show the range of values falling within 1.5  
710 interquartile ranges of either quartile. The circles represent outliers.

711 **Figure 5. Box plots showing the mean selected temperatures for each period of the**  
712 **day (2010 data only).** A. Diel tactic individuals selecting warm temperatures during the  
713 day (n = 5) B. Diel tactic individuals selecting warm temperatures at night (n = 4). White  
714 bars: selected temperatures when the mean daily epilimnion temperature was below 22.4  
715 °C. Grey bars: selected temperatures when the mean daily epilimnion temperature was  
716 above 22.4 °C. The box plots show median values with the 25<sup>th</sup> and 75<sup>th</sup> percentiles. The  
717 whiskers show the range of values falling within 1.5 interquartile ranges of either  
718 quartile. The circles represent outliers.

719

720 **Supporting information**

721 **Figure S1.** Individual thermal patterns for the diel tactic for the period considered in the  
 722 thermal tactics analyses (5–23 July 2010; day of the year 186–204). Black dots represent  
 723 the observed body temperatures and lines represent the values predicted by AEM  
 724 modelling. Each fish is identified by its transmitter number. For each individual, the  
 725 number of data (n), the percentage of missing values (% mv), the mean adjusted  
 726 coefficient of determination ( $R_{adj}^2$ ), and the mean body temperature are indicated.

727 **Figure S2.** Individual thermal patterns for the broad tactic. Symbols as in Fig. S1.

728 **Figure S3.** Scalogram based on the average partial  $R_{adj}^2$  distribution of the AEM. AEM  
 729 periodicity gradually decreases from left to right. Error bars represent the standard  
 730 deviation of partial  $R_{adj}^2$  among individuals. Arrows indicate approximate AEM  
 731 periodicity. Grey bands are the boundaries of the four temporal scales used in PCA  
 732 analysis.

733



734 Table 1. Mean epilimnion and metalimnion temperatures ( $\pm$ SD; °C) for the periods  
 735 considered in the thermal tactics and daily movements analyses (the frequency of daily  
 736 excursions into the epilimnion; see text). Means with different letters are significantly  
 737 different among years, as determined by an ANOVA (or a Kruskal-Wallis test when the  
 738 assumptions of ANOVA were not met) followed by an a posteriori Tukey comparison  
 739 test ( $P < 0.05$ ).

		Year		
		2003	2005	2010
Thermal tactics	Epilimnion	22.6 $\pm$ 1.3 a	23.3 $\pm$ 1.3 a	24.9 $\pm$ 1.2 b
	Metalimnion	10.7 $\pm$ 1.2 a	10.9 $\pm$ 0.8 a	14.0 $\pm$ 0.6 b
Daily movements (Daily excursions into the epilimnion)	Epilimnion	22.1 $\pm$ 1.6 a	22.9 $\pm$ 1.8 a	22.1 $\pm$ 1.5 a
	Metalimnion	10.9 $\pm$ 1.0 a	10.9 $\pm$ 0.8 a	12.8 $\pm$ 0.6 b

Figure 1

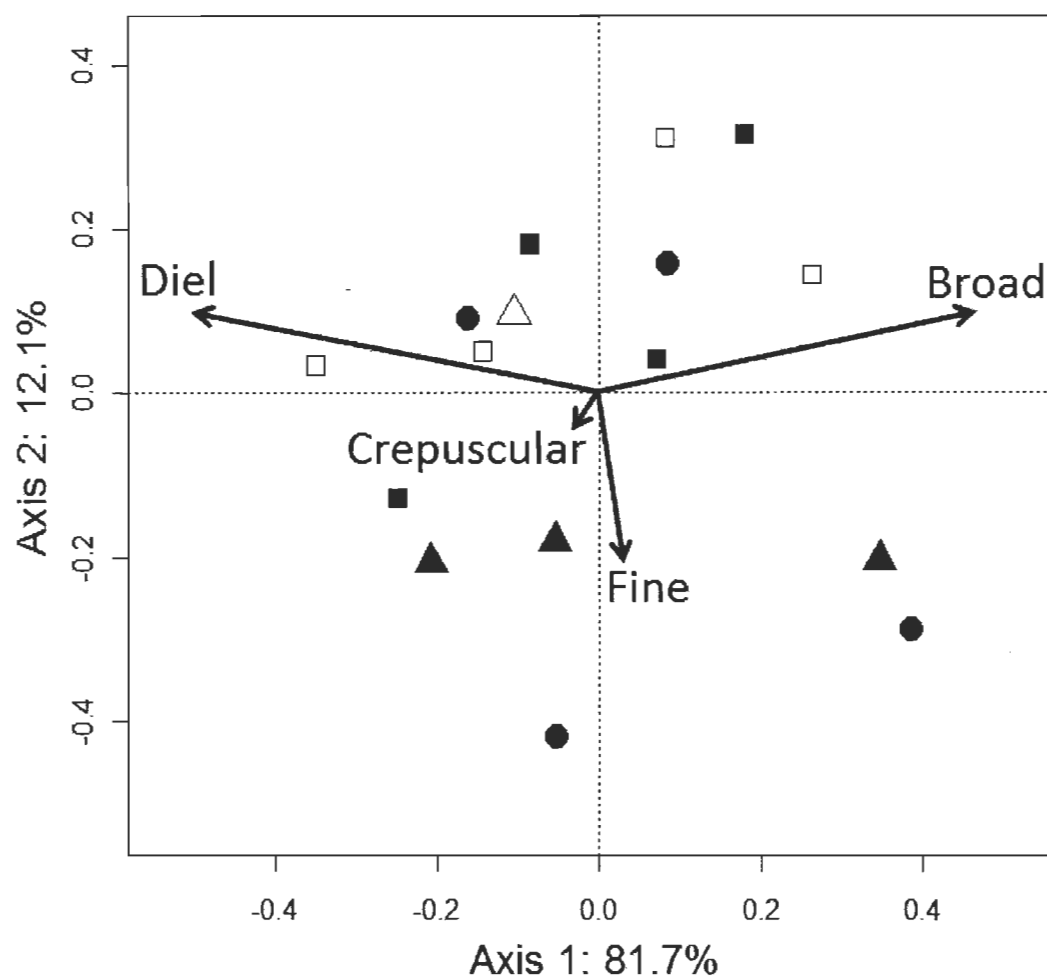


Figure 2

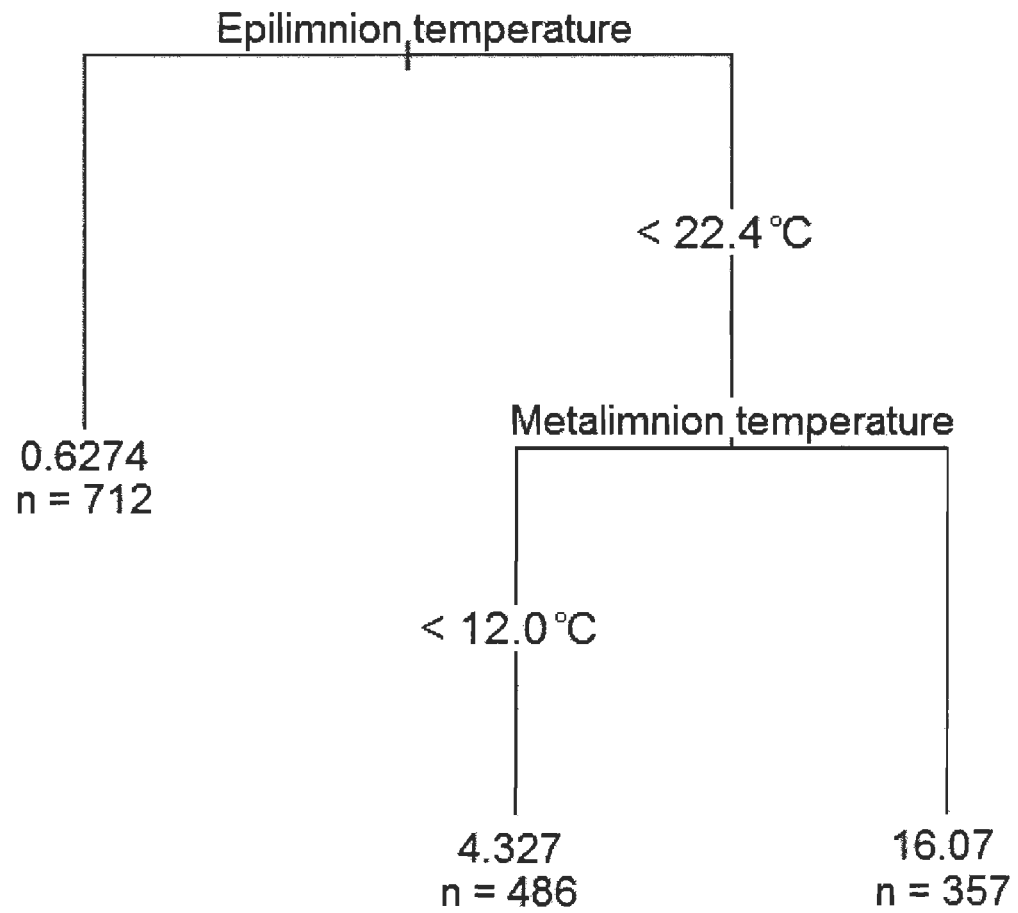


Figure 3

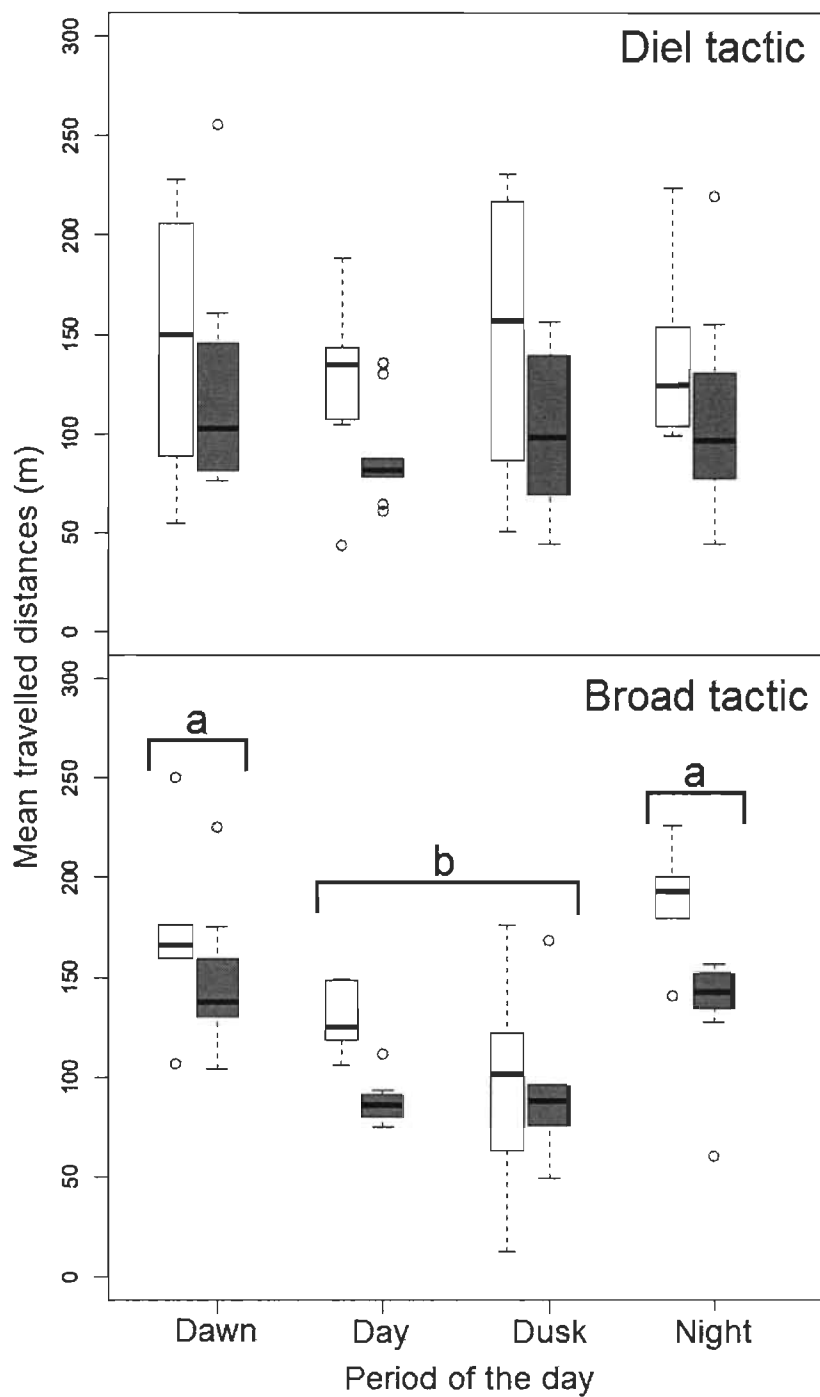


Figure 4

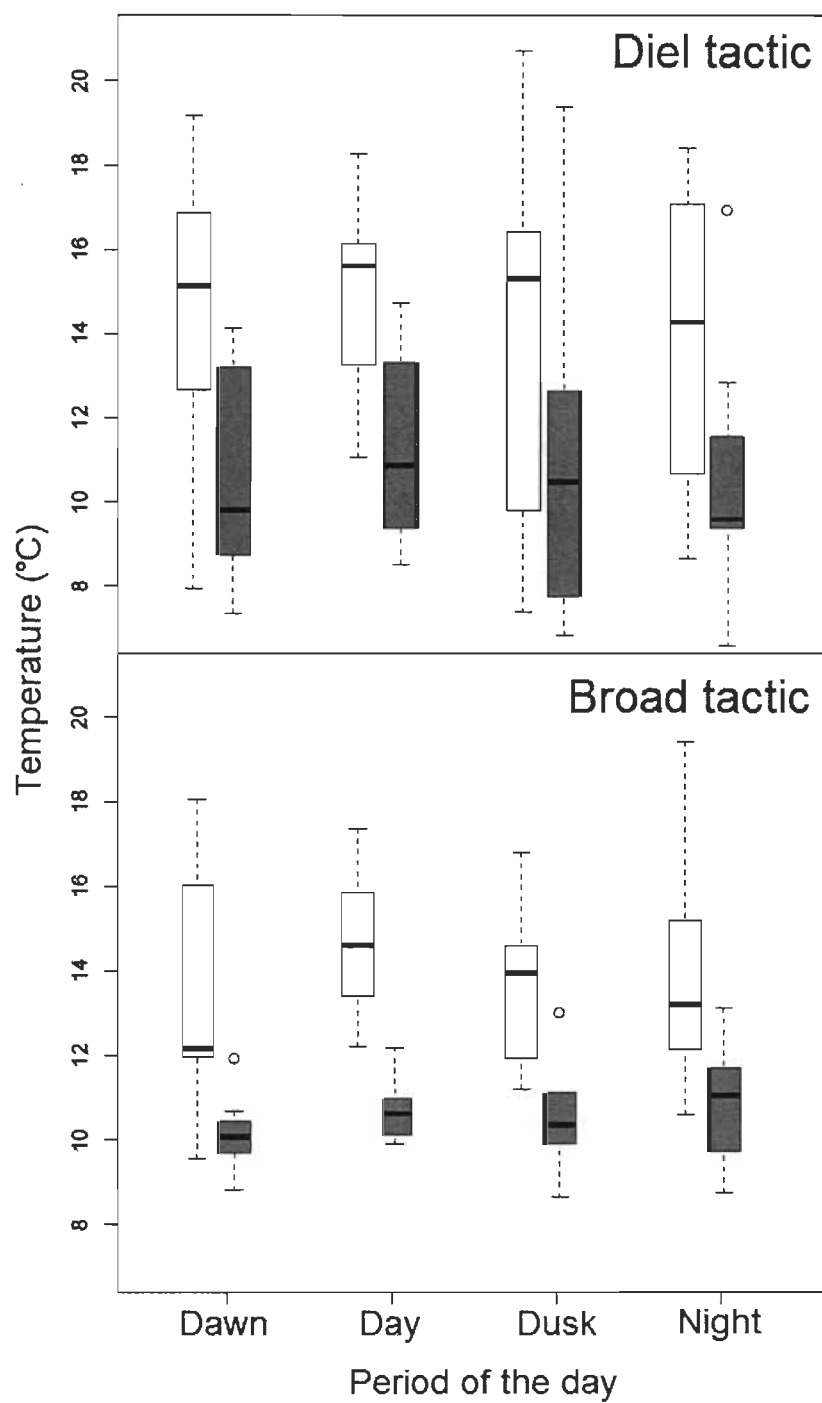


Figure 5

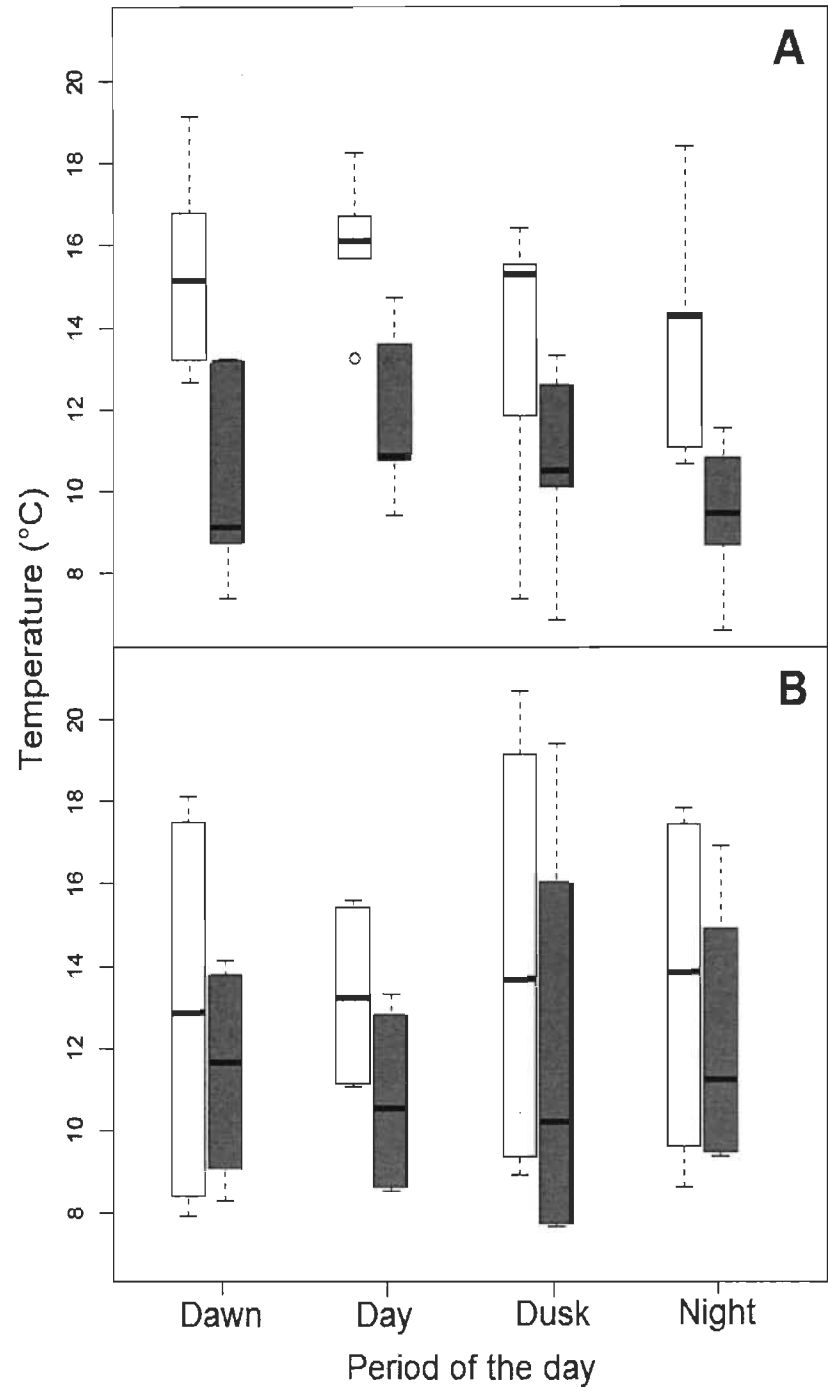


Figure S1

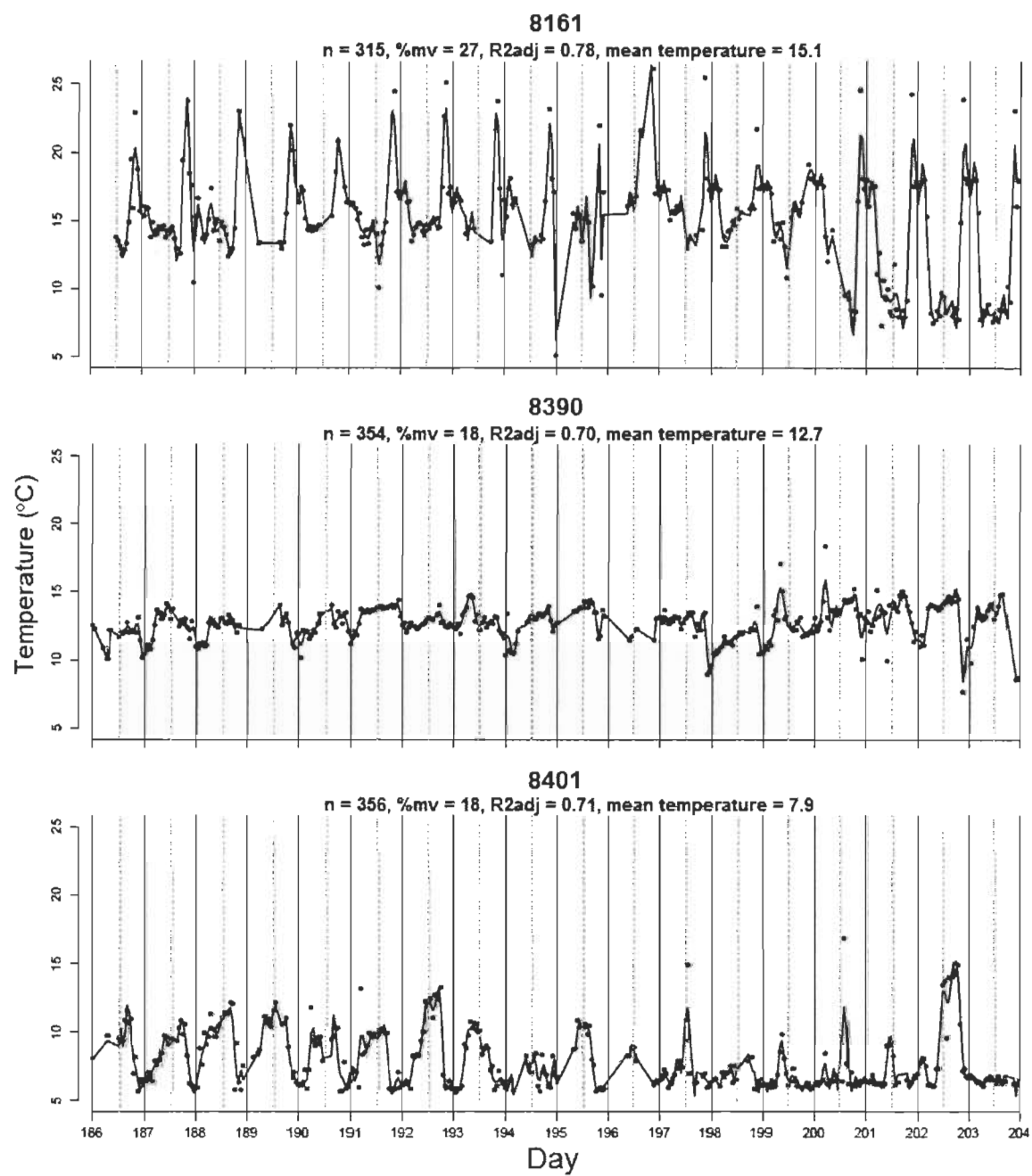


Figure S1 (Continued)

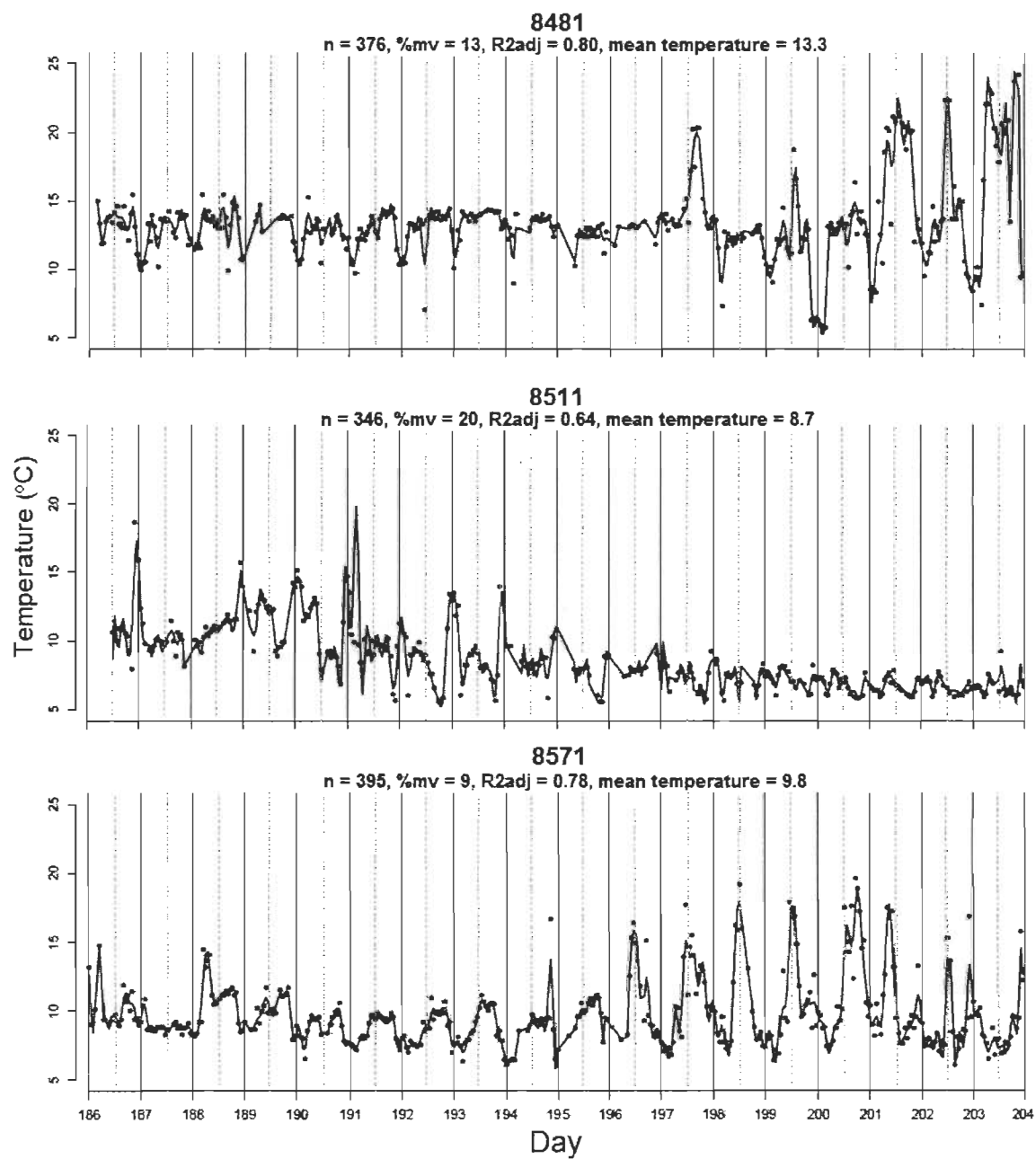




Figure S1 (Continued)

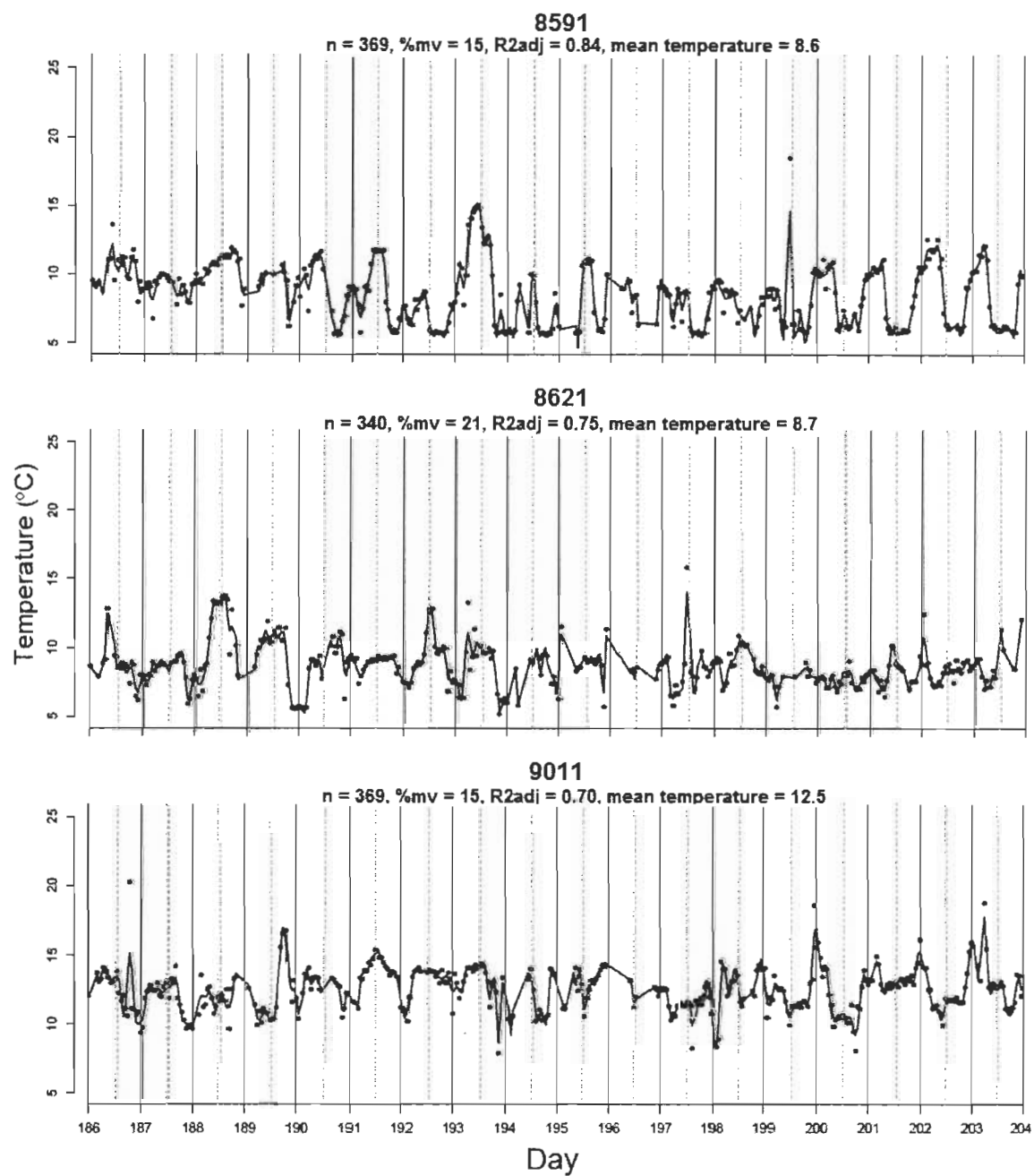


Figure S2

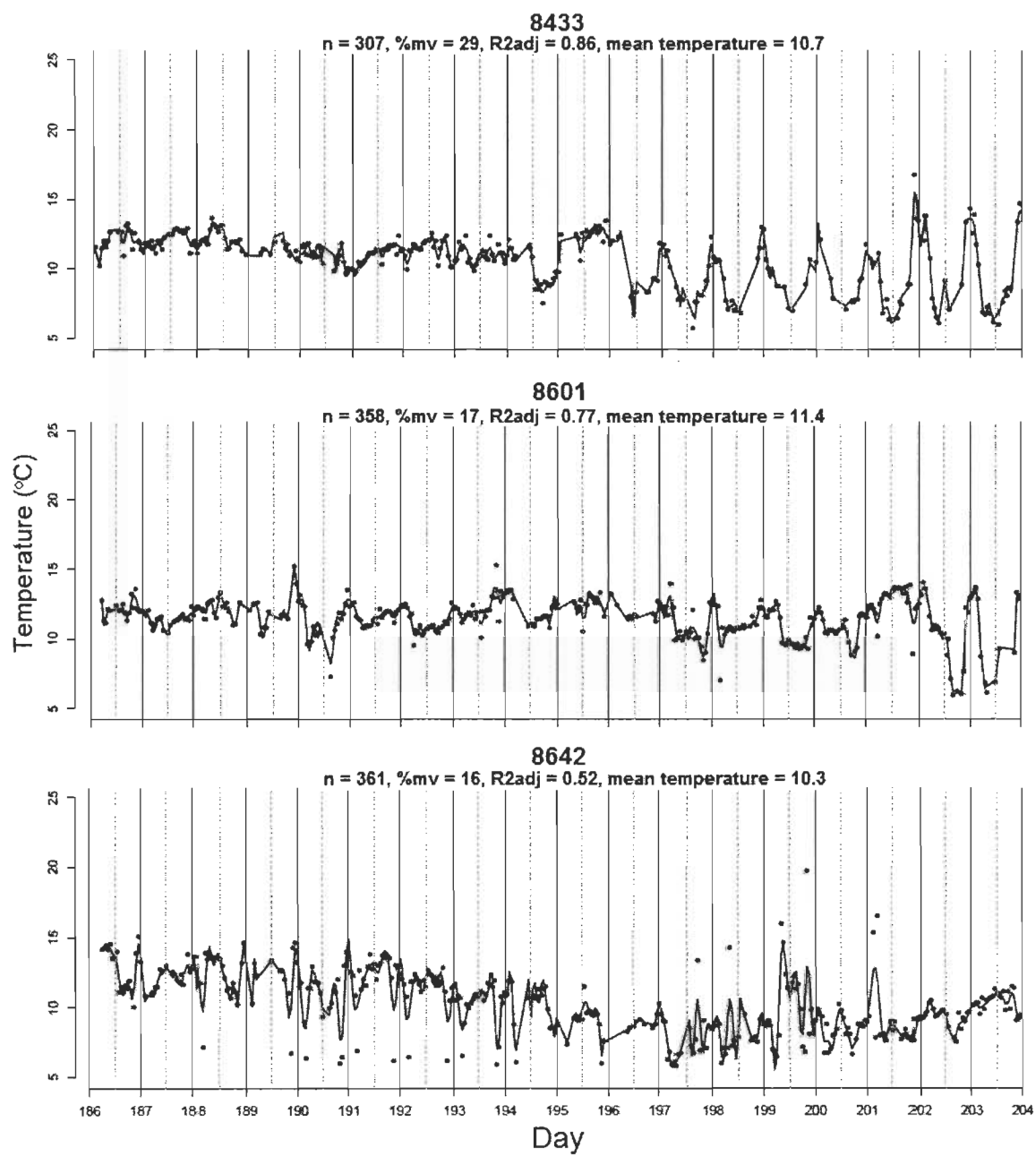


Figure S2 (Continued)

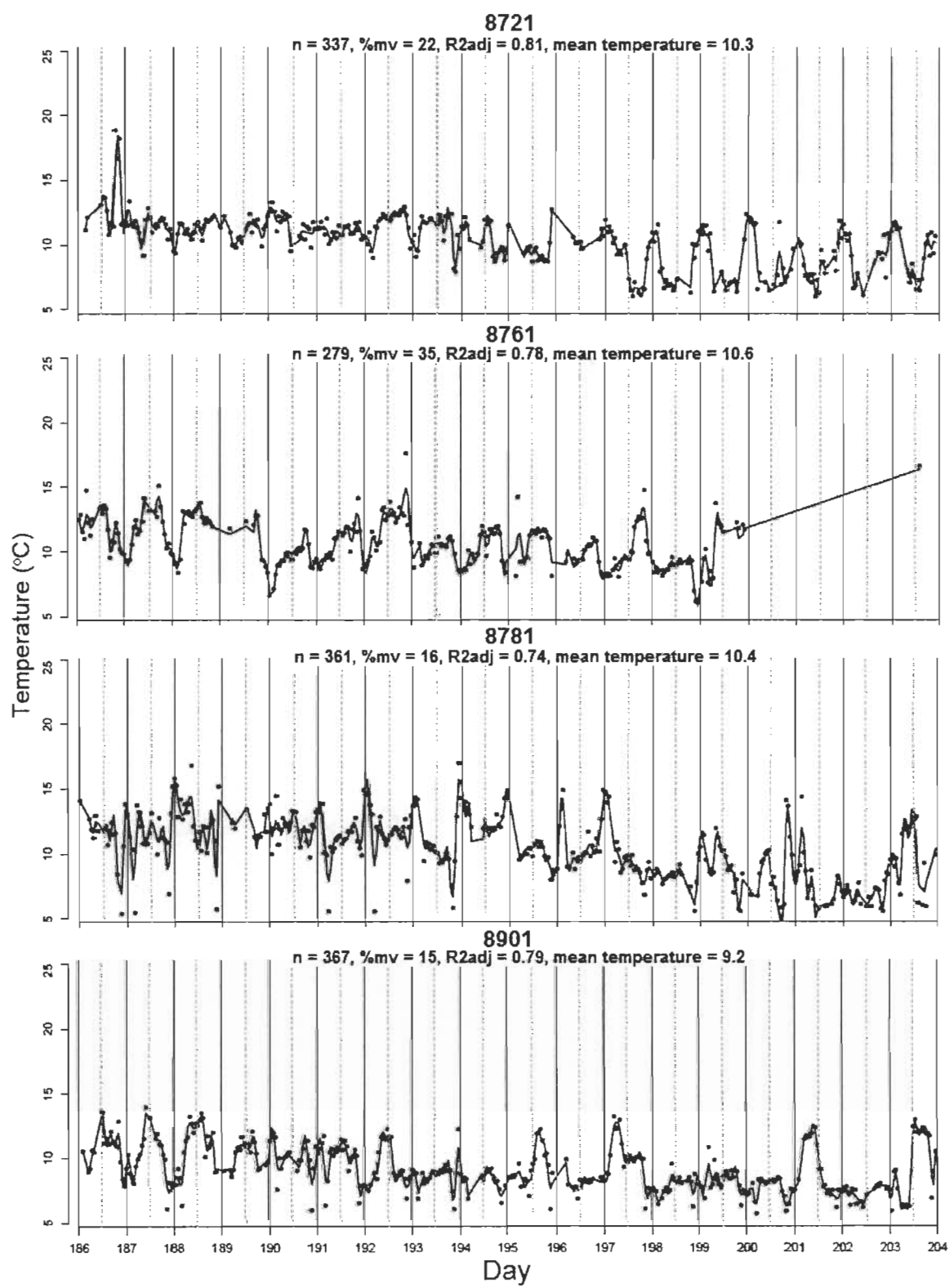
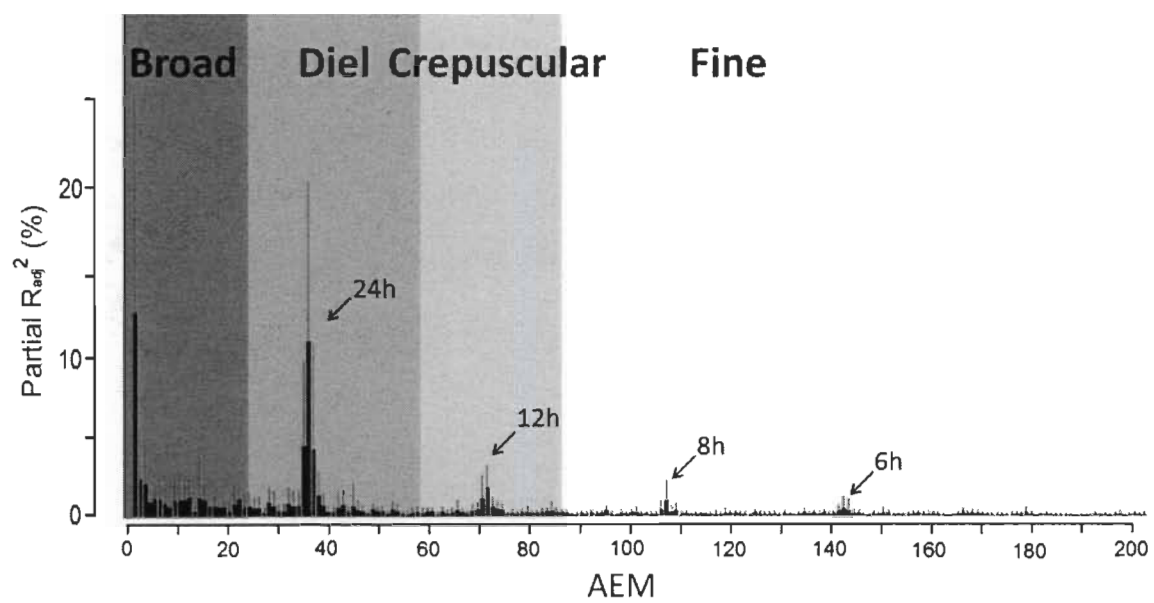


Figure S3

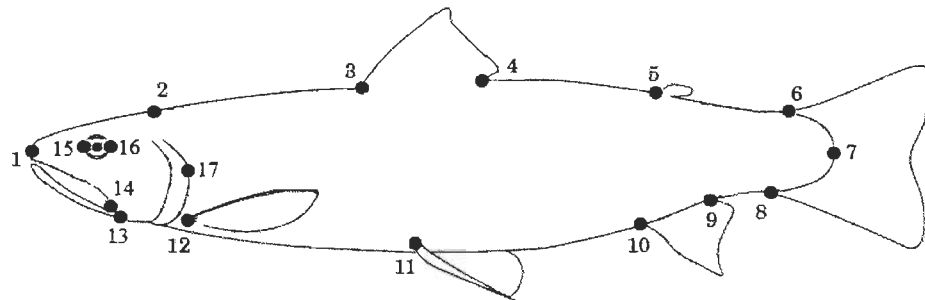


## ANNEXE A

### ANALYSES MORPHOMÉTRIQUES

Afin de vérifier si le polymorphisme trophique et le sexe des individus sont les mécanismes à la base de la diversification des comportements thermiques chez l'omble de fontaine, il fallait d'abord déterminer précisément la forme et le sexe de ceux-ci. Une analyse morphométrique des individus suivant la méthode de gauchissement (angl. *thin-plate spline*) décrite dans Olsson et Eklöv (2005) a donc été utilisée pour associer les poissons à une forme et un sexe selon leur morphologie.

Au cours de la procédure d'implantation des émetteurs, chaque poisson a été pris en photo après avoir été anesthésié à l'eugénol. Pour ce faire, les individus ont été placés sur leur côté droit, dans un moule en mousse, et leurs nageoires ont été épinglées de façon à ce qu'elles soient bien déployées. Les photos ont ensuite été importées dans le logiciel TpsDIG32 (Rohlf 2003a) et 17 coordonnées homologues ont été numérisées sur chaque spécimen (Fig. A.1).



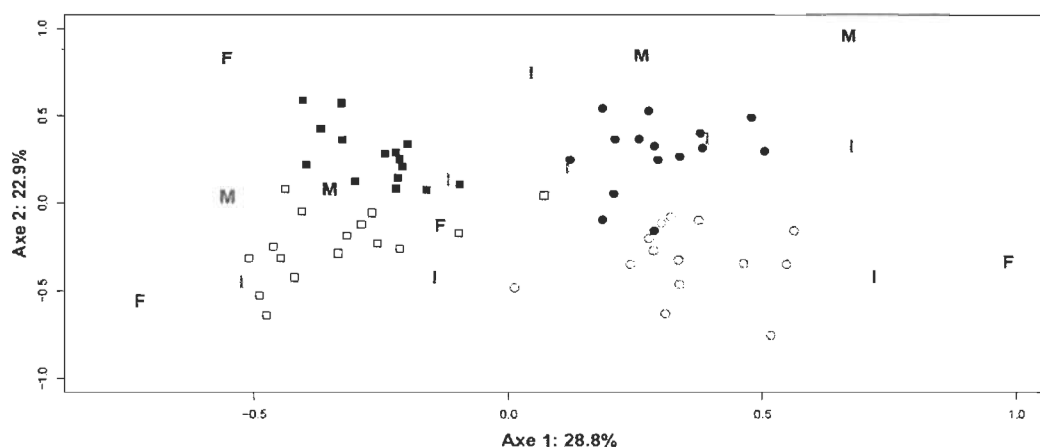
**Figure A.1 :** Position des 17 coordonnées homologues numérisées sur les ombles de fontaine pour les analyses morphométriques : (1) bout du museau, (2) extrémité postérieure du crâne, (3-4) insertions antérieure et postérieure de la nageoire dorsale, (5) insertion de la nageoire adipeuse, (6) insertion supérieure de la nageoire caudale, (7) extrémité de la ligne latérale, (8) insertion inférieure de la nageoire caudale, (9-10) insertions postérieure et antérieure de la nageoire anale, (11) insertion antérieure de la nageoire pelvienne, (12) insertion de la nageoire pectorale, (13-14) extrémités des mâchoires inférieure et supérieure, (15-16) extrémités de l'œil, (17) extrémité de l'opercule.

La morphologie des poissons a été analysée à l'aide du logiciel TpsRelw (Rohlf 2003b). Une fois les variations dues à la position, l'orientation et la taille des poissons éliminées par une méthode de superposition des images (analyse de Procruste), ce programme réussit à décrire les variations morphologiques présentes entre les individus en comparant les coordonnées de chacun d'eux à celles des autres individus (Adams et al. 2004). Ces variations morphologiques sont définies par une série de composantes qui peuvent ensuite être utilisées comme variables indépendantes dans des analyses statistiques.

Les groupes d'individus (littoraux et pélagiques; mâles et femelles) ont été divisés selon leur morphologie à l'aide d'une analyse discriminante multiple (angl. *canonical variate analysis*, CVA). Pour conduire cette analyse, il nous a fallu utiliser, en plus de nos données, celles provenant d'une autre étude réalisée en août 2010 sur la même population d'omble de fontaine (A. Charaoui, C. Audet et P. Magnan, travaux en cours) et ce, pour deux raisons. Premièrement, les individus de notre étude ne constituaient pas un effectif suffisant pour effectuer adéquatement une telle analyse. L'ajout des 60 individus capturés en août nous a permis d'augmenter suffisamment l'effectif pour procéder aux calculs. Deuxièmement, le sexe des individus doit être connu pour procéder à une CVA. Étant donné la période de l'année à laquelle nous avons fait les manipulations sur les poissons, il nous était impossible de déterminer visuellement leur sexe. Nous ne possédions cette information que pour ceux provenant de l'étude de Charaoui et al. (travaux en cours) et pour huit des nôtres, repêchés à l'automne dans le cadre de cette même étude. Il a donc été nécessaire de créer d'abord un modèle de CVA reliant les données morphologiques des 60 individus capturés en août 2010 à une forme et un sexe; nous avons ensuite utilisé ce modèle pour prédire la forme et le sexe des nôtres à partir de leurs données morphologiques. Nous avons vérifié la validité des prédictions en comparant la forme et le sexe des individus prédits par le modèle à leur zone de capture et, pour les huit individus recapturés à l'automne, à leur véritable sexe.

La CVA effectuée sur les données morphologiques des 60 individus de l'étude de Charaoui et al. (travaux en cours) réussit à bien diviser les groupes d'individus en

fonction de leur morphologie (Fig. A.2). Le premier axe du graphique sépare clairement les mâles des femelles et explique 28,8 % de la variation. Le deuxième axe sépare quant à lui les individus capturés dans la zone littorale de ceux capturés dans la zone pélagique et explique 22,9 % de la variation. La zone de capture et le sexe de nos individus prédits par le modèle de CVA à partir de leurs données morphologiques sont représentés par la position des individus sur le graphique. La position de plusieurs individus ne correspond cependant pas aux résultats attendus : près de la moitié d'entre eux ne sont pas placés dans le bon groupe au niveau de leur zone de capture et il en est de même pour cinq des huit individus dont le sexe était déjà connu (Fig. A.2). Il se peut qu'un léger changement de la morphologie des poissons soit survenu entre les mois de juin et d'août et que celui-ci soit suffisant pour rendre le modèle inadéquat. Il est par conséquent difficile de compter sur ces analyses pour valider la forme de nos individus et déterminer leur sexe. Néanmoins, il a été montré que la zone de capture est un bon indicateur de la forme des ombles de fontaine (A. Charaoui, C. Audet et P. Magnan, travaux en cours; Dynes et al. 1999). Nous avons donc décidé d'utiliser cette information dans notre étude pour distinguer les individus littoraux et pélagiques. En ce qui a trait au sexe, nous avons seulement considéré les individus dont le sexe était déjà connu pour tester notre hypothèse.



**Figure A.2 :** Analyse discriminante multiple de la morphologie des ombles de fontaine du lac Ledoux. Les symboles représentent les individus capturés en août 2010 (A. Charaoui, C. Audet et P. Magnan, travaux en cours) et les lettres, les 16 individus de la présente étude. Symboles (lettres) noirs : individus capturés dans la zone littorale; symboles blancs (lettres grises) : individus capturés dans la zone pélagique; carrés (M) : mâles; cercles (F) : femelles; I : individus non sexés.

## BIBLIOGRAPHIE

- Adams CE, Woltering C, Alexander G (2003) Epigenetic regulation of trophic morphology through feeding behaviour in Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. Biol. J. Linnean Soc. 78: 43-49.
- Adams DC, Rohlf FJ, Slice DE (2004) Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. Ital. J. Zoolog. 71:5-16.
- Adams J (2005) Habitat thermique estival chez deux formes d'omble de fontaine lacustres (*Salvelinus fontinalis*). Mémoire présenté à l'Université du Québec à Trois-Rivières comme exigence partielle de la maîtrise en sciences de l'environnement. Trois-Rivières : Université du Québec à Trois-Rivières. 92p.
- Alanärä A, Burns MD, Metcalfe NB (2001) Intraspecific resource partitioning in brown trout: the temporal distribution of foraging is determined by social rank. J. Anim. Ecol. 70: 980-986.
- Allan JD (1981) Determinants of diet of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in a mountain stream. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38: 184-192.
- Angilletta MJ, Hill T, Robson MA (2002) Is physiological performance optimized by thermoregulatory behavior?: a case study of the eastern fence lizard, *Sceloporus undulatus*. J. Therm. Biol. 27: 199-204.
- Baird OE, Krueger CC (2003) Behavioral thermoregulation of brook and rainbow trout: comparison of summer habitat use in an Adirondack river, New York. Trans. Am. Fish. Soc. 132: 1194-1206.
- Baldwin CM, Beauchamp DA, Gubala CP (2002) Seasonal and diel distribution and movement of cutthroat trout from ultrasonic telemetry. Trans. Am. Fish. Soc. 131: 143-158.
- Bélanger G, Rodriguez MA (2001) Homing behaviour of stream-dwelling brook charr following experimental displacement. J. Fish Biol. 59: 987-1001.
- Bertolo A, Pépino M, Adams J, Magnan P (2011) Behavioural thermoregulatory tactics in lacustrine brook charr, *Salvelinus fontinalis*. PLoS ONE 6: e18603.



- Bertrand M, Marcogliese DJ, Magnan P (2008) Trophic polymorphism in brook charr revealed by diet, parasites and morphometrics. *J. Fish Biol.* 72: 555-572.
- Bicego KC, Barros RCH, Branco LGS (2007) Physiology of temperature regulation: comparative aspects. *Comp. Biochem. Physiol. A-Mol. Integr. Physiol.* 147: 616-639.
- Biro PA (1998) Staying cool: behavioral thermoregulation during summer by young-of-year brook trout in a lake. *Trans. Am. Fish. Soc.* 127: 212-222.
- Blanchet FG, Legendre P, Borcard D (2008) Modelling directional spatial processes in ecological data. *Ecol. Model.* 215: 325-336.
- Borcard D, Legendre P (2002) All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecol. Model.* 153: 51-68.
- Bourke P, Magnan P, Rodriguez MA (1996) Diel locomotor activity of brook charr, as determined by radiotelemetry. *J. Fish Biol.* 49: 1174-1185.
- Bourke P, Magnan P, Rodriguez MA (1997) Individual variations in habitat use and morphology in brook charr. *J. Fish Biol.* 51: 783-794.
- Bourke P, Magnan P, Rodriguez MA (1999) Phenotypic responses of lacustrine brook charr in relation to the intensity of interspecific competition. *Evol. Ecol.* 13: 19-31.
- Breau C, Cunjak RA, Bremset G (2007) Age-specific aggregation of wild juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* at cool water sources during high temperature events. *J. Fish Biol.* 71: 1179-1191.
- Breau C, Cunjak RA, Peake SJ (2011) Behaviour during elevated water temperatures: can physiology explain movement of juvenile Atlantic salmon to cool water? *J. Anim. Ecol.* 80: 844-853.
- Breiman L, Friedman JH, Olshen RA, Stone CJ (1984) Classification and regression trees. Belmont: Wadsworth International Group. 358p.
- Brett JR (1971) Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Am. Zool.* 11: 99-113.
- Bridger CJ, Booth RK (2003) The effects of biotelemetry transmitter presence and attachment procedures on fish physiology and behavior. *Rev. Fish. Sci.* 11: 13-34.

- Cherry DS, Dickson KL, Cairns J Jr (1975) Temperatures selected and avoided by fish at various acclimation temperatures. *J. Fish. Res. Board Can.* 32: 485-491.
- Coutant CC (1987) Thermal preference: when does an asset become a liability? *Environ. Biol. Fishes* 18: 161-172.
- De'ath G, Fabricius KE (2000) Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology* 81: 3178-3192.
- Dynes J, Magnan P, Bernatchez L, Rodriguez MA (1999) Genetic and morphological variation between two forms of lacustrine brook charr. *J. Fish Biol.* 54: 955-972.
- Ehlinger TJ (1990) Habitat choice and phenotype-limited feeding efficiency in bluegill: individual differences and trophic polymorphism. *Ecology* 71: 886-896.
- Fechhelm RG, Neill WH (1982) Predicting body-core temperature in fish subjected to fluctuating ambient temperature. *Physiol. Zool.* 55: 229-239.
- Forrester GE, Chace JG, McCarthy W (1994) Diel and density-related changes in food consumption and prey selection by brook charr in a New-Hampshire stream. *Environ. Biol. Fishes* 39: 301-311.
- Fry FEJ (1947) Effects of the environment on animal activity. *Univ. Toronto Stud. Biol. Ser.* 55, Publ. Ontario Fish. Res. Lab. 68: 1-62.
- Gibson RJ (1966) Some factors influencing distributions of brook trout and young Atlantic salmon. *J. Fish. Res. Board Can.* 23: 1977-1980.
- Hansson LA, Hylander S (2009) Size-structured risk assessments govern *Daphnia* migration. *Proc. R. Soc. B-Biol. Sci.* 276: 331-336.
- Hayes DB, Taylor WW, Drake MT, Marod SM, Whelan GE (1998) The value of headwaters to brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in the Ford River, Michigan, USA. In: Haigh MJ, Krecke J, Rajwar GS, Kilmartin MP, ed. *Headwaters: water resources and soil conservation*. Brookfield, Vermont: A.A. Balkeman. pp175-185.
- Hays GC, Kennedy H, Frost BW (2001) Individual variability in diel vertical migration of a marine copepod: why some individuals remain at depth when others migrate. *Limnol. Oceanogr.* 46: 2050-2054.

- Hazel JR (1993) Thermal biology. In: Evans DH, ed. *The physiology of fishes*. Boca Raton: CRC Press. pp 427-467.
- Hight BV, Lowe CG (2007) Elevated body temperatures of adult female leopard sharks, *Triakis semifasciata*, while aggregating in shallow nearshore embayments: evidence for behavioral thermoregulation? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 352: 114-128.
- Hrabik TR, Jensen OP, Martell SJD, Walters CJ, Kitchell JF (2006) Diel vertical migration in the Lake Superior pelagic community. I. Changes in vertical migration of coregonids in response to varying predation risk. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 63: 2286-2295.
- Javard MY, Andersson JM (1967) Influence of starvation on selected temperature of some salmonids. *J. Fish. Res. Board Can.* 24: 1515-1519.
- Keast A, Webb D (1966) Mouth and body form relative to feeding ecology in the fish fauna of a small lake, Lake Opinicon, Ontario. *J. Fish. Res. Board Can.* 23: 1845-1874.
- Keefer ML, Peery CA, High B (2009) Behavioral thermoregulation and associated mortality trade-offs in migrating adult steelhead (*Oncorhynchus mykiss*): variability among sympatric populations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 66: 1734-1747.
- Kobler A, Klefoth T, Mehner T, Arlinghaus R (2009) Coexistence of behavioral types in an aquatic top predator: a response to resource limitation? *Oecologia* 161: 837-847.
- Kubb RN, Spotila JR, Pendergast DR (1980) Mechanisms of heat-transfer and time-dependent modeling of body temperatures in the largemouth bass (*Micropterus salmoides*). *Physiol. Zool.* 53: 222-238.
- Lampert W (1989) The adaptive significance of diel vertical migration of zooplankton. *Funct. Ecol.* 3: 21-27.
- Legendre P, Gallagher ED (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129: 271-280.
- Linner J, Brannas E, Wiklund BS, Lundqvist H (1990) Diel and seasonal locomotor activity patterns in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.). *J. Fish Biol.* 37: 675-685.
- Magnuson JJ, Crowder LB, Medvick PA (1979) Temperature as an ecological resource. *Am. Zool.* 19: 331-343.

- Magnuson JJ, Webster KE, Assel RA, Bowser CJ, Dillon PJ, Eaton JG, Evans HE, Fee EJ, Hall RI, Mortsch LR, Schindler DW, Quinn FH (1997) Potential effects of climate changes on aquatic systems: Laurentian Great Lakes and Precambrian Shield Region. *Hydrol. Process.* 11 : 825-871.
- Malmquist HJ, Snorrason SS, Skúlason S, Jonsson B, Sandlund OT, Jonasson PM (1992) Diet differentiation in polymorphic Arctic charr in Thingvallavatn, Iceland. *J. Anim. Ecol.* 61: 21-35.
- Matthews KR, Berg NH, Azuma DL, Lambert TR (1994) Cool water formation and trout habitat use in a deep pool in the Sierra-Nevada, California. *Trans. Am. Fish. Soc.* 123: 549-564.
- McLaughlin RL (2001) Behavioural diversification in brook charr: adaptive responses to local conditions. *J. Anim. Ecol.* 70: 325-337.
- McLaughlin RL, Ferguson MM, Noakes DLG (1999) Adaptive peaks and alternative foraging tactics in brook charr: evidence of short-term divergent selection for sitting-and-waiting and actively searching. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 45: 386-395.
- Mehner T, Kasprzak P (2011) Partial diel vertical migrations in pelagic fish. *J. Anim. Ecol.* 80: 761-770.
- Moyle PB, Cech JJ Jr (2000) *Fishes: an introduction to ichthyology*, 4e ed. Toronto: Prentice Hall Canada Inc. 612p.
- Mucha JM, Mackereth RW (2008) Habitat use and movement patterns of brook trout in Nipigon Bay, Lake Superior. *Trans. Am. Fish. Soc.* 137: 1203-1212.
- Music B, Sykes C (2011) *CRCM Diagnostics for Future Water Resources in OPG Priority Watersheds*. Ouranos. 48p.
- Neverman D, Wurtsbaugh WA (1994) The thermoregulatory function of diel vertical migration for a juvenile fish, *Cottus extensus*. *Oecologia* 98: 247-256.
- Olsson J, Eklöv P (2005) Habitat structure, feeding mode and morphological reversibility: factors influencing phenotypic plasticity in perch. *Evol. Ecol. Res.* 7 : 1109-1123.

- Peres-Neto PR, Magnan P (2004) The influence of swimming demand on phenotypic plasticity and morphological integration: a comparison of two polymorphic charr species. *Oecologia* 140: 36-45.
- Podrabsky JE, Clelen D, Crawshaw LI (2008) Temperature preference and reproductive fitness of the annual killifish *Austrofundulus limnaeus* exposed to constant and fluctuating temperatures. *J. Comp. Physiol. A-Neuroethol. Sens. Neural Behav. Physiol.* 194: 385-393.
- Power G (1980) The brook charr, *Salvelinus fontinalis*. In: Balon EK, ed. *Charrs: Salmonid fishes of the genus Salvelinus*. The Hague, The Netherlands: Dr. W. Junk Publishers. pp 141-203.
- Proulx R, Magnan P (2002) Physiological performance of two forms of lacustrine brook charr, *Salvelinus fontinalis*, in the open-water habitat. *Environ. Biol. Fishes* 64: 127-136.
- Proulx R, Magnan P (2004) Contribution of phenotypic plasticity and heredity to the trophic polymorphism of lacustrine brook charr (*Salvelinus fontinalis* M.). *Evol. Ecol. Res.* 6: 503-522.
- Rader RB, Belish T, Young MK, Rothlisberger J (2007) The scotopic visual sensitivity of four species of trout: a comparative study. *West. North Am. Naturalist* 67: 524-537.
- Rejwan C, Collins NC, Brunner LJ, Shuter BJ, Ridgway MS (1999) Tree regression analysis on the nesting habitat of smallmouth bass. *Ecology* 80: 341-348.
- Reynolds WW (1979) Thermoregulation in ectotherms – perspective and introduction to the symposium. *Am. Zool.* 19: 193-194.
- Reynolds WW, Casterlin ME (1976) Locomotor activity rhythms in bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*. *Am. Midl. Nat.* 96: 221-225.
- Reynolds WW, Casterlin ME (1978) Behavioral thermoregulation and diel activity in white sucker (*Catostomus commersoni*). *Comp. Biochem. Physiol. A-Physiol.* 59: 261-262.
- Reynolds WW, Casterlin ME (1979a) Behavioral thermoregulation and the final preferendum paradigm. *Am. Zool.* 19: 211-224.

- Reynolds WW, Casterlin ME (1979b) Thermoregulatory behavior of brown trout, *Salmo trutta*. *Hydrobiologia* 62: 79-80.
- Reynolds WW, Casterlin ME, Matthey JK, Millington ST (1978) Diel patterns of preferred temperature and locomotor activity in goldfish *Carassius auratus*. *Comp. Biochem. Physiol. A-Physiol.* 59: 225-227.
- Richter A, Kolmes SA (2005) Maximum temperature limits for chinook, coho, and chum salmon, and steelhead trout in the Pacific Northwest. *Rev. Fish. Sci.* 13: 23-49.
- Robinson BW, Parsons KJ (2002) Changing times, spaces, and faces: tests and implications of adaptive morphological plasticity in the fishes of northern postglacial lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59: 1819-1833.
- Robinson BW, Wilson DS (1994) Character release and displacement in fishes: a neglected literature. *Am. Nat.* 144: 596-627.
- Robinson BW, Wilson DS, Margosian AS, Lotito PT (1993) Ecological and morphological differentiation of pumpkinseed sunfish in lakes without bluegill sunfish. *Evol. Ecol.* 7: 451-464.
- Robinson JM, Josephson DC, Weidel BC, Kraft CE (2010) Influence of variable interannual summer water temperatures on brook trout growth, consumption, reproduction and mortality in an unstratified Adirondack lake. *Trans. Am. Fish. Soc.* 139: 685-699.
- Rohlf FJ (2003a) TpsDIG32. (freeware at: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>)
- Rohlf FJ (2003b) TpsRelw. (freeware at: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>)
- Roscoe DW, Hinch SG, Cooke SJ, Patterson DA (2010) Behaviour and thermal experience of adult sockeye salmon migrating through stratified lakes near spawning grounds: the roles of reproductive and energetic states. *Ecol. Freshw. Fish* 19: 51-62.
- Rouleau S, Glémet H, Magnan P (2010) Effects of morphology on swimming performance in wild and laboratory crosses of brook trout ecotypes. *Funct. Ecol.* 24: 310-321.

- Sacotte S (2006) Variations comportementales et morphologiques chez deux formes d'omble de fontaine : les mécanismes sous-jacents au polymorphisme trophique. Mémoire présenté à l'Université du Québec à Trois-Rivières comme exigence partielle de la maîtrise en sciences de l'environnement. Trois-Rivières : Université du Québec à Trois-Rivières. 89p.
- Sacotte S, Magnan P (2006) Inherited differences in foraging behaviour in the offspring of two forms of lacustrine brook charr. *Evol. Ecol. Res.* 8: 843-857.
- Scheiner SM (1993) Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 35-68.
- Scheuerell MD, Schindler DE (2003) Diel vertical migration by juvenile sockeye salmon: empirical evidence for the antipredation window. *Ecology* 84: 1713-1720.
- Schluter D (1993) Adaptive radiation in sticklebacks: size, shape, and habitat use efficiency. *Ecology* 74: 699-709.
- Schluter D, McPhail JD (1993) Character displacement and replicate adaptive radiation. *Trends Ecol. Evol.* 8: 197-200.
- Scott WB, Crossman EJ (1973) Freshwater fishes of Canada. Ottawa: Fisheries Research Board of Canada. 966p.
- Selong JH, McMahon TE, Zale AV, Barrows FT (2001) Effect of temperature on growth and survival of bull trout, with application of an improved method for determining thermal tolerance in fishes. *Trans. Am. Fish. Soc.* 130: 1026-1037.
- Skúlason S, Smith TB (1995) Resource polymorphisms in vertebrates. *Trends Ecol. Evol.* 10: 366-370.
- Smith TB, Skúlason S (1996) Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians, and birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27: 111-133.
- Snorrason SS, Skúlason S, Jonsson B, Malmquist HJ, Jonasson PM, Sandlund OT, Lindem T (1994) Trophic specialization in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (Pisces; Salmonidae): morphological divergence and ontogenetic niche shifts. *Biol. J. Linnean Soc.* 52: 1-18.
- Snucins EJ, Gunn JM (1995) Coping with a warm environment: behavioral thermoregulation by lake trout. *Trans. Am. Fish. Soc.* 124: 118-123.



- Spigarelli SA, Thommes MM, Beitinger TL (1977) Influence of body weight on heating and cooling of selected Lake Michigan fishes. *Comp. Biochem. Physiol. A-Physiol.* 56: 51-57.
- Stevens ED, Sutterlin AM (1976) Heat transfer between fish and ambient water. *J. Exp. Biol.* 65: 131-145.
- Svanback R, Bolnick DI (2007) Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proc. R. Soc. B-Biol. Sci.* 274: 839-844.
- Swanson BO, Gibb AC, Marks JC, Hendrickson DA (2003) Trophic polymorphism and behavioral differences decrease intraspecific competition in a cichlid, *Herichthys minckleyi*. *Ecology* 84: 1441-1446.
- van Dijk PLM, Staaks G, Hardewig I (2002) The effect of fasting and refeeding on temperature preference, activity and growth of roach, *Rutilus rutilus*. *Oecologia* 130: 496-504.
- Venne H, Magnan P (1995) The impact of intra- and interspecific interactions on young-of-the-year brook charr, in temperate lakes. *J. Fish Biol.* 46: 669-686.
- Walker JA (1997) Ecological morphology of lacustrine threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. (Gasterosteidae) body shape. *Biol. J. Linnean Soc.* 61: 3-50.
- Walker RV, Myers KW, Davis ND, Aydin KY, Friedland KD, Carlson HR, Boehlert GW, Urawa S, Ueno Y, Anma G (2000) Diurnal variation in thermal environment experienced by salmonids in the North Pacific as indicated by data storage tags. *Fish. Oceanogr.* 9: 171-186.
- Walsh G, Morin R, Naiman RJ (1988) Daily rations, diel feeding activity and distribution of age-0 brook charr, *Salvelinus fontinalis*, in two subarctic streams. *Environ. Biol. Fishes* 21: 195-205.
- Webb PW (1984) Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *Am. Zool.* 24: 107-120.
- Wisner DA, Christie AE (1987) Temperature relationships of Great Lakes fishes: a data compilation. Great Lakes Fishery Commission Special Publication No. 87-3. Ann Arbor, Michigan.



- Wootton RJ (1984) Introduction: strategies and tactics in fish reproduction. In: Potts GW, Wootton RJ, ed. *Fish reproduction: strategies and tactics*. London, New York: Academic Press Inc. pp 1-12.
- Xu CL, Letcher BH, Nislow KH (2010) Size-dependent survival of brook trout *Salvelinus fontinalis* in summer: effects of water temperature and stream flow. *J. Fish Biol.* 76: 2342-2369.